Oberjurassische Lazertilier aus der Kohlengrube Guimarota bei Leiria (Mittelportugal)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Jürgen Seiffert

aus Berlin

1970

Oberjurassische Lazertilier aus der Kohlengrube Guimarota bei Leiria (Mittelportugal)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Jürgen Seiffert

aus Berlin

1970

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

I. Referent: Prof. Dr. W.G. Kühne (Berlin)

II. Referent: Prof. Dr. E. Kuhn - Schnyder (Zürich)

Tag der mündlichen Prüfung: 10. März 1970

Tag der Promotion: 11. MAI 1970

Lebensbild der Lazertilierfauna des Kimmeridge von Mittelportugal mit einer Flora von Coniopteris, Matonidium und Cycadeoidea, sowie den Insekten Conocephalopsis und Mesopsychopsis als Maßstab. Im Vordergrund in der Mitte: Becklesisaurus hoffstetteri; links vorn: Cteniogenys reedi; links oben: Lisboasaurus estesi; in der Bildmitte: Saurillus cf. obtusus; rechts oben: Saurillus proraformis; rechts vorn im Loch: Saurillus henkeli.

Vorwort

"Im Verhältnis zu dem, was wir von den übrigen Ordnungen der fossilen Reptilien wissen, ist unsere Kenntnis der fossilen Eidechsen als recht mangelhaft zu bezeichnen."

(Franz Baron Nopcsa, 1908)

"In recent years, however, the perspective has broadened considerably. Even as regards the Triassic, our gradually increasing knowledge of smaller reptile types now shows definitely that although certain forms are of dubious nature and other may be considered as eosuchians, the true lacertilian stage had been reached by the end of Triassic times. More than that, not only had true lizards evolved by the late Triassic, but they had already had time to radiate, for, curiously, the best-known certain lacertilians of the time are Kuehneosaurus (ROBINSON 1962) and Icarosaurus (COLBERT 1966), highly specialized in the development of rib-supported gliding planes.
The paucity of fossiliferous continental deposits has been responsible for our lack of adequate knowledge of lizard evolution in the Jurassic."

(Alfred Sherwood Romer, 1968)

Der sich in feedback potenzierende Zuwachs an naturwissenschaftlicher und technologischer Kenntnis hat zum Auffinden des hier vorgestellten Materials aus einer bisherigen Fundlücke geführt. Die vorliegenden oberjurassischen Lazertilier der portugiesischen Kohlengrube Guimarota vermehren den geringen Bestand an Zeugnissen der Lazertilierevolution.

Mein verehrter Lehrer, Professor Dr. Walter G. Kühne, arbeitet seit 30 Jahren als Schrittmacher in der Exploration mesozoischer Tetrapoden; von ihm sind die bedeutenden Fundstellen im Rät von England und im Kimmeridge von Portugal entdeckt worden. Bei der wissenschaftlichen Bearbeitung der genannten portugiesischen Funde stand mir Herr Professor Kühne mit kritischem Rat zur Seite. Für die Arbeitsmöglichkeiten und Hilfeleistungen bin ich ihm und seinen Mitarbeitern, vor allem Herrn Dr. B. Krebs und Fräulein E. Drescher als Präparatorin, am Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität Berlin, wo die Arbeit angefertigt wurde, sehr zu Dank verpflichtet.

Die photographischen Aufnahmen mit dem Raster-Elektronenmikroskop verdanke ich Herrn Professor Dr. Johann-Gerhard Helmcke vom Max-Planck-Institut für Mikromorphologie, Berlin und seinen Mitarbeitern in der Technischen Universität Berlin.

Frau Dr. Pamela L. Robinson, London danke ich für die freundliche Überlassung von Vergleichsmaterial (Kuehneosaurus) aus einer obertriassischen Schlottenfüllung von Emborough, England.

Dem Zeichner und Kunstmaler, Herrn Peter Berndt, gilt für die Anfertigung zahlreicher Textfiguren mein besonderer Dank.

Inhaltsverzeichnis

	Vorwort	
A	Einleitung	9
B	Die bekannten oberjurassischen Funde	15
C	Die Kiefer und ihre Bezahnung	34
	1) Macellodus cf. brodiei OWEN, 1854	38
	2) Becklesisaurus hoffstetteri n. sp.	40
	3) Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855	50
	4) Saurillus proraformis n. sp.	56
	5) Saurillus henkeli n. sp.	61
	6) Lisboasaurus estesi n. g. n. sp.	65
	7) Lisboasaurus mitracostatus n. sp.	69
	8) Introrsisaurus pollicidens n. g. n. sp.	75
	9) Cteniogenys reedi n. sp.	79
D	Die Knochen des Hinterschädels	85
	1) Os parietale	85
	2) Ossa frontalia	87
	3) Os jugale	87
	4) Squamosum, Quadratum und Articulare	88
	5) Ossa occipitalia	91
	6) Os pterygoideum	91
E	Die Wirbelsäule	92
	1) Regio cervicalis	94
	2) Regio thoracalis	107
	3) Regio sacralis	122
	4) Regio caudalis	127
	5) Die Rippen (Costae)	131

F	Die Vorderextremität	135
	1) Der Schultergürtel	135
	2) Humerus	139
	3) Radius und Ulna	147
	4) Die Handwurzel (Carpus)	149
	5) Metacarpus	150
G	Die Hinterextremität	151
	1) Der Beckengürtel	151
	2) Femur	154
	3) Tibia und Fibula	159
	4) Tarsus und Metatarsus	162
	5) Die Phalangen	163
	6) Das Knochengewebe	164
H	Hautverknöcherungen	166
I	Summary	167
	Zusammenfassung	168
J	Literaturverzeichnis	170
	Lebenslauf	

A Einleitung

Südlich der mittelportugiesischen Provinzstadt Leiria liegt die Kohlengrube Guimarota. Aus ihr wurde eine Braunkohle gewonnen, die wegen ihrer geringen Qualität nur zum Kalkbrennen in Nachbarschaft der Grube verwertet wurde. Die Förderung ruht seit 1962.

Aus dem Horizont FA_{11} des geologischen Profils der Grube nach HELMDACH (1968) sind von den zahlreichen Wirbeltierresten allein über tausend Lazertilierfragmente geborgen worden, davon der kleinere Teil durch manuelle Spaltung von Kohlebrocken, der Hauptanteil durch Waschung und Aufbereitung des Haldenmaterials (über die Methodik siehe HENKEL, 1966; KÜHNE, 1968).

Die stratigraphische Stellung des Guimarota-Komplexes konnte mit Hilfe von Characeen und Ostrakoden als Kimmeridgien s. str. bestimmt werden (siehe Dissertation HELMDACH, 1968). Es fanden sich Gyrogonite von Porochara raskyae und P. westerbeckensis MÄDLER 1952, ferner an stratigraphisch und ökologisch bedeutenden Ostrakoden Cetacella inermis MARTIN 1958, Theriosynoecum wyomingense (BRANSON 1935) und T. hemigymnon HELMDACH 1968, Timiriasevia mackerrowi BATE 1965, Leiria striata und L. paucistriata HELMDACH 1968, Poisia bicostata und P. clivosa HELMDACH 1968.

Die gewonnene Wirbeltierfauna wird von verschiedenen Mitarbeitern des Lehrstuhls für Paläontologie der F. U. Berlin nach den einzelnen Gruppen monographisch behandelt. Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist das gesamte Lazertilierfundgut aus der Grube Guimarota.

Unter der Bezeichnung "Lazertilier" sind systematisch Lacertilia (= Sauria) s. l., d. h. alle Lacertilia einschließlich pro- und eolacertiformer Typen zu verstehen. Der Begriff "Eidechse" wird von manchen Autoren auf die Familie Lacertidae beschränkt gebraucht. Er geht auf die Echsen zurück, die uns in Deutschland gewöhnlich zu Gesicht kommen. Da uns im Deutschen außer der vagen und mehrdeutigen Bezeichnung "Echse" kein weiterer Name für Schuppenkriechtiere (Squamata) zur Verfügung steht, die keine Schlangen sind, ist der Terminus "Eidechse" berechtigt im Sinne von Lacertilia s. l. aufzufassen.

Obwohl zur systematischen Gliederung der Eidechsen der Oberbegriff "Sauria" McCARTNEY 1802 zuerst gebraucht worden ist, hat sich die Bezeichnung "Lacertilia" WAGLER 1830 im selben Sinn nach GÜNTHER, 1867 durchgesetzt.

Die Lazertilier ordnen sich an folgender Stelle in das zoologische System ein:

Klasse.- Reptilia
Unterklasse Lepidosauria
Ordnung$_1$ Araeoscelidia
Ordnung$_2$ Eosuchia
Ordnung$_3$ Squamata (Lacertilia s. l. und Ophidia)
Ordnung$_4$ Rhynchocephalia.

Die bekannte Formenfülle der Eidechsen verteilt sich auf die nachstehenden taxonomischen Kategorien (in Anlehnung an das System von ROMER, 1966):

Lacertilia (= Sauria) sensu lato

1. Infraordo.- Prolacertiformes
   Prolacertidae
   Thalattosauridae
   Tanystropheidae
2. Infraordo.- Eolacertilia
   Kuehneosauridae
   Cteniogenyidae n. fam.
3. Infraordo.- Gekkota (= Nyctisauria)
   ? Yabeinosauridae
   Gekkonidae
   Pygopodidae
4. Infraordo.- Iguania
   ? Teilhardosauridae
   Agamidae
   Iguanidae
   Chamaeleonidae
5. Infraordo.- Scincomorpha (= Leptoglossa)
   ? Ardeosauridae
   Xantusiidae
   Scincidae
   Cordylidae (incl. Gerrhosauridae, Zonuridae)
   Teiidae
   Lacertidae
   ? Dibamidae

6. Infraordo.- Anguimorpha (= Diploglossa)

Überfamilie$_1$ Anguoidea

Anguidae
Anniellidae
Xenosauridae (incl. Shinisauridae)

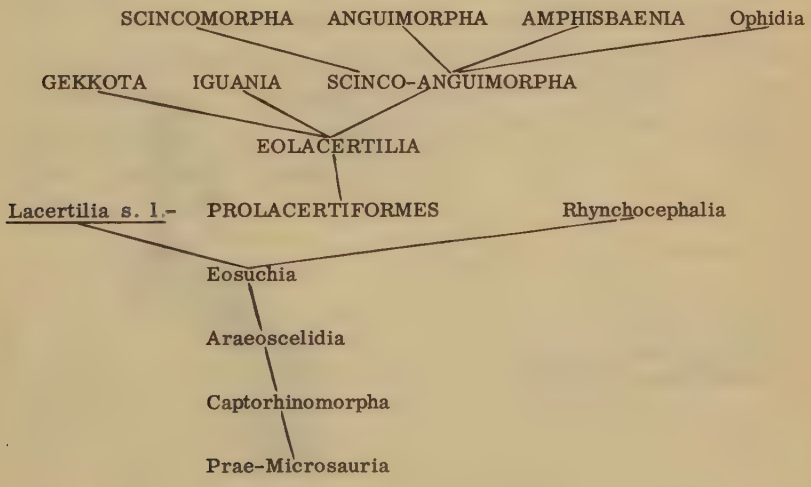
Überfamilie$_2$ Varanoidea (Platynota)

?Necrosauridae
Parasaniwidae
Helodermatidae
Varanidae
Dorsetisauridae HOFFSTETTER, 1967
Aigialosauridae
Mosasauridae
Dolichosauridae
Lanthanotidae
Palaeophidae (Cholophidae)
Simoliophidae

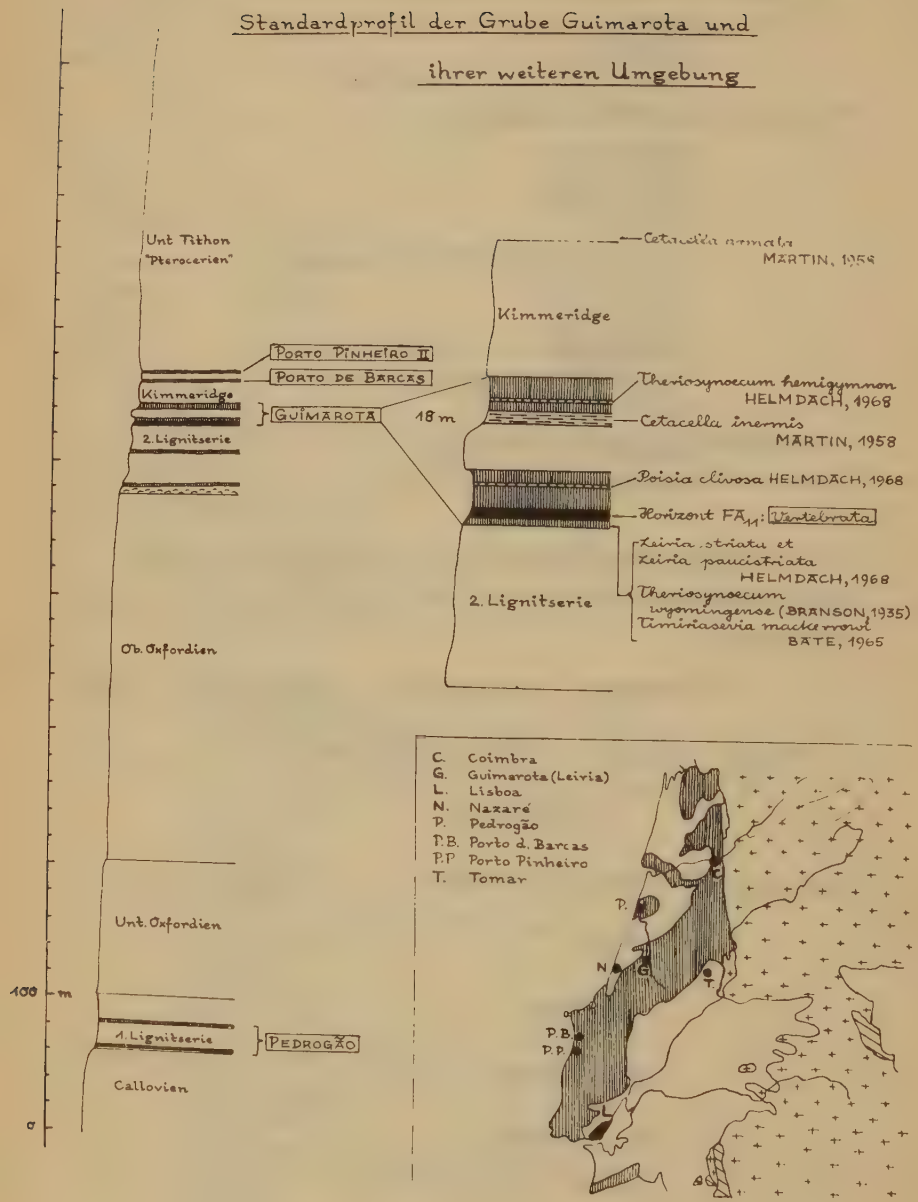
7. Infraordo.- Amphisbaenia (= Annulata)

Amphisbaenidae

Aus der vergleichenden Morphologie der paläontologischen Dokumente ergibt sich für den Ursprung und die Phylogenie der Lazertilier folgendes Evolutionsbild:



Standardprofil der Grube Guimarota und ihrer weiteren Umgebung



Standardprofil der Grube Guimarota und ihrer weiteren Umgebung:

Das voranstehende Lusitanien-Profil ist nach entsprechenden Angaben von HELMDACH (1966; 1968), HÖLDER (1964), LAPPARENT & ZBYSZEWSKI (1957) und RUGET-PERROT (1961) zusammengesetzt worden. Als Grenze zwischen Ob. Oxfordien und Kimmeridgien wird eine fossilreiche Muschelbank (Isognomon und Trigonia) im Liegenden der 2. Lignitserie des Lusitanien angenommen. Die Einstufung der driftholzführenden Mergel von Porto de Barcas und Porto Pinheiro beruht auf den Ostrakoden (Cetacella armata MARTIN, 1958) und dem Entwicklungsgrad der Mammalia im Vergleich zum Befund der Grube Guimarota.

Das spezielle Profil der Guimarota ist der Dissertation von HELMDACH (1968) entnommen. Die Ostrakodenangaben beziehen sich auf deren erstes Auftreten. Die Längsschraffur bedeutet: partiell kohleführende Schichten.

In der Übersichtskarte (nach RUGET-PERROT, 1961) bezeichnet die senkrechte Schraffur die Verbreitung des mittelportugiesischen Mesozoikums, umgeben von Kristallin und Paläozoikum.

Die Kohlengrube Guimarota liegt ungefähr 1,5 km SSE des Stadtkerns von Leiria. Der Zufahrtsweg zur Grube geht von der Hauptstraße Leiria - Cortes direkt gegenüber der Abzweigung nach Vidigal ab (HELMDACH). Die Koordinaten des Fundpunktes sind nach der Carta Militar de Portugal (Blatt Leiria, Nr. 297) 142,75 N-S ($0^{o}20'$) / 307,5 E-W (bzw. Längengrad: $8^{o}48'$ / Breitengrad: $39^{o}43'$).

Die oberjurassische Wirbeltierfauna der Grube Guimarota setzt sich zu ungleichen Teilen aus Vertretern der folgenden Gruppen zusammen:

Osteichthyes.....	Holostei
Chondrichthyes	Selachii
Lissamphibia.....	Urodela
	Anura
Chelonia.....	Cryptodira
Lepidosauria.....	Eosuchia
	Lacertilia s. l.
	Rhynchocephalia
Archosauria.....	Crocodilia
	Pterosauria
	Saurischia
	Ornithischia
Mammalia.....	Docodonta
	Multituberculata
	Pantotheria.

B Die bekannten oberjurassischen Funde

Aus dem Oberen Jura ist bereits eine Reihe von Skelettresten beschrieben worden, die den Lacertilia zugeordnet werden. Der Überlieferungszustand einiger Formen ist sehr mangelhaft; bisweilen steht eine wünschenswerte weitere Präparation noch aus. In den einzelnen Fällen wären die Präparationsmethoden von KÜHNE (1961a, 1962) angebracht.

Auf den ersten Blick scheint im Oberen Jura eine Formenmannigfaltigkeit vorzuliegen, in der die Spezialisationsrichtungen zu den rezenten taxonomischen Einheiten stratigraphisch relativ früh festgelegt sind. Diese in die Literatur eingegangene Annahme fußt auf der bekannten Radiation der Eolacertilia der Obertrias, die als Besonderheit schon gleitende Formen entwickelt haben. Die bisher bekanntgewordenen oberjurassischen Belege aber sind aussagedürftige Einzelfunde.

Demgegenüber steht die Individuenfülle des in dieser Arbeit vorgestellten Lazertiliermaterials aus dem Kimmeridge von Portugal.

Die nebenstehende Tabelle soll die geographische und lithologische Verteilung der alten und neuen Funde veranschaulichen. Es ergibt sich das Postulat einer Landverbindung zwischen England und dem europäischen Festland während des Malms, ebenso zwischen der Alten Welt und dem amerikanischen Kontinent (s. SIMPSON, 1928: Vergleich der Purbeck-Mammalia mit denen der Morrison-Formation, in A Catalogue of the Mesozoic Mammalia; WEGENER, 1929: Theorie der Kontinentalverschiebung, in Die Entstehung der Kontinente und Ozeane).

1) Teilhardosaurus carbonarius SHIKAMA, 1947

Es handelt sich um eine fragmentäre rechte Unterkieferhälfte auf einem großen Kohlehandstück in Gesellschaft einer rechten Säugetiermandibel (Endotherium). Das Stück stammt aus dem Husin-Coal-Field der Süd-Mandschurei. Stratigraphisch wird die Husin-Serie (shale and coal-seams interbedding sandstone and conglomerate), respektive der liegende "Shahai-shale" wegen seiner indikativen oberjurassischen Pflanzen in das Purbeck eingestuft (SHIKAMA, 1947).

LITHOGRAPHISCHE KALKE

Europa: Ardeosaurus
Bavarisaurus
Eichstättisaurus
Euposaurus
Ilerdaesaurus
Meyasaurus
Palaeolacerta
Proaigialosaurus

Süd-Amerika: Dicarlesia

DUNKLE BITUMINÖSE MERGEL
ZWISCHEN KALKMERGELN

Europa: Becklesisaurus
Dorsetisaurus
Durotrigia
Macellodus
Paramacellodus
Pseudosaurillus
Saurillus

KOHLE ZWISCHEN KALKMERGELN

Europa: Becklesisaurus
Cteniogenys
Introrsisaurus n. g.
Lisboasaurus n. g.
Macellodus
Saurillus

SANDSTEIN

Asien: Yabeinosaurus

TONIGE MERGEL
ZWISCHEN SANDSTEINEN

Nord-Amerika: Cteniogenys

HELLE BITUMINÖSE SCHIEFER
ZWISCHEN SANDSTEINEN

Asien: Yabeinosaurus

KOHLE ZWISCHEN
SANDSTEINEN UND KONGLOMERATEN

Asien: Teilhardosaurus

21 Zähne sind erhalten, davon drei als Bruchstück. Die subakrodont befestigten Zähne sind im Durchschnitt 4-5 mm, an den Mandibelenden nur 2-3 mm lang. Die Bezahnung ist heterodont, die vorderen Zähne sind zugespitzt, die hinteren stumpf mit verbreiterten Kronen. Die mittelständige Zahnfolge zeigt Diasteme, während die vorderen und hinteren Zähne lückenlos zusammenstehen. Charakteristisch ist eine Längsstreifung (4-6 Striae) auf der Lingualseite der im übrigen glatten Zähne im oberen Zahnabschnitt. Die Anzahl der Striae nimmt bei den hinteren Zähnen zu (SHIKAMA, 1947). Nach SHIKAMA sind die Zähne "dactylic in lateral aspect".

Die überlieferte Mandibel ist 19,5 mm lang ("in straight line"). SHIKAMA (1947) vermutet eine Verwandtschaft von Teilhardosaurus mit den Agamidae. ROMER (1966, 1968) stellt die Form fraglich zu den Ardeosauridae, die er bei den Gekkota aufführt.

Über die unzureichende Aussagekraft des Fundes ist man sich im klaren. Eine enge Verwandtschaft mit Yabeinosaurus, der zu den Ardeosauridae gestellt wird (ROMER, 1956, 1966; HOFFSTETTER, 1962, 1964, 1966; COCUDE-MICHEL, 1963; KUHN, 1963), halte ich hinsichtlich der offenkundigen Unterschiede im Zahnbau und Zahnbefestigungsmodus für unwahrscheinlich, eine Beziehung zu den Eolacertiformen für möglich.

2) Yabeinosaurus tenuis ENDO & SHIKAMA, 1942

Das Typusexemplar stammt aus einem hellen, grünlich-grauen bituminösen Schiefer der Tsaotzushan-Formation in Ihsien, SW-Mandschurei. Der Tsaotzushan-shale der Jehol-area wird mit dem "Shahai-shale" korreliert und als oberjurassisch (Purbeck) angesehen (ENDO & SHIKAMA, 1942; SHIKAMA, 1947; YOUNG, 1958).

Der vollständige Skelettfund zeigt eine kurze Schnauze. Die sehr kleinen Nasenöffnungen (Nares) liegen in der vordersten Schnauzenregion. Die ovalen Orbitae sind erweitert und postero-lateral offen, da sie von den Jugalia hinten nicht ganz geschlossen werden. Das Postorbitofrontale verläuft transversal, so daß das obere Schläfenfenster vorn vergrößert ist. Das unpaare Parietale ist bemerkenswert klein; ein Foramen parietale ist vor-

handen. Prämaxillen, Nasalia und Frontalia sind paarig. Die Frontalia sind auffällig verlängert. Das Maxillare trägt ca. 14 pleurodonte Zähne, die schwach nach hinten gebogen sind. Das Quadratum ist streptostyl (COCUDE-MICHEL, 1963).

Die Wirbelsäule umfaßt 5 Cervikal-, 20 Thorakal-, 2 Sakralwirbel (nach HOFFSTETTER, 1964: 27-28 présacrées); der Schwanz ist lang. Die Wirbel sind procoel (ENDO & SHIKAMA, 1942). Scapula und Coracoid sind wie bei Palaeolacerta getrennt; das Coracoid ist perforat.

Die angegebene Procoelie der Wirbel ist nach COCUDE-MICHEL (1963) wegen der dorsalen Lage des Skeletts nicht gesichert.

Yabeinosaurus wird von den meisten Autoren der Familie Ardeosauridae zugeordnet. HUENE (1956) und YOUNG (1958) bringen die Form in die direkte Verwandtschaft mit den Gekkonidae.

3) Yabeinosaurus youngi HOFFSTETTER, 1964

Yabeinosaurus tenuis ENDO & SHIKAMA, 1942, nach YOUNG (1958)

1957 wurde von einem Amateurpaläontologen, Herrn Li Wen-po, in Ketzutung, Lingyuan (SW-Mandschurei) das Fragment eines Lazertilierskelettes gefunden und gezeichnet. Das Stück liegt auf purpurfarbenem feinen Sandstein, dessen Alter von YOUNG (1958) als Oberjura bis Unterste Kreide angegeben wird.

COCUDE-MICHEL (1963, S. 148) stellt über die Arbeit von YOUNG (1958) fest: "L'illustration par elle-même ne permet pas d'étudier en détail de crâne qui, d'après la description (et la schéma) de l'auteur, serait observé dorsalement, alors que le reste du squelette est découvert par sa face ventrale". Eine Begründung dazu findet sich nicht; sie wird hiermit gegeben: Auf der Photographie von Yabeinosaurus bei YOUNG (1958) sind beide Humeri von ventral zu sehen; die proximalen Humerusenden besitzen auf der Ventralseite eine deutliche Konkavität. Der mediale Rand unterhalb des Tuberculum minus verläuft in einem charakteristisch weiten Bogen zum geraden Humerusschaft. Zwar ist der Fall möglich, daß der Humerus postmortal aus dem Gelenk heraus auf den Rücken gedreht ist (wie ich an einer

mumifizierten Lacerta lepida beobachten konnte), so daß die Ventralseite des Humerus von der Rückenseite des Tieres her betrachtet werden kann diese Position zeigen manche Exemplare von Rhynchocephalen im lithographischen Plattenkalk). Da die Charakteristika des Humerus aber eindeutig die Seitenzugehörigkeit erkennen lassen, ist auf der genannten Abbildung dem Betrachter die Ventralseite des Tieres zugewandt (auf der rechten Bildseite ist ein linker und gegenüberliegend ein rechter Humerus zu sehen).

Oft sind bei Lacertilia die Mandibeläste postmortal mit ihrer ventralen Innenseite gegeneinander gekehrt, so daß der Eindruck einer Subparallelität der beiden Dentalia entsteht. Diese Situation ist auch am Yabeinosaurus von YOUNG (1958) zu erkennen und hat zur Annahme von irrtümlich gesehenen langen Nasalia geführt (YOUNG, 1958; HOFFSTETTER, 1964). Von der Spezies-Diagnose HOFFSTETTER's (1964) bleiben nur die Längenunterschiede der Gliedmaßen zwischen dem Exemplar von ENDO & SHIKAMA (1942) und dem von YOUNG (1958) übrig. Die zahlreich dargestellten Zähne sind bei beiden Formen konisch, zugespitzt und nach hinten gebogen.

Zur Feststellung der spezifischen Identität ist eine genaue anatomische Untersuchung beider Funde notwendig (COCUDE-MICHEL, 1963). Auf Grund der photographischen Abbildung des Exemplares von YOUNG (1958) mache ich auf die Möglichkeit des Vorhandenseins einer cruciformen Interclavicula aufmerksam. Nach CAMP (1923, S. 366 u. 367) ist die Interclavicula bei tetrapoden Scincomorpha und tetrapoden Anguoidea cruciform. Sie soll sich von einer rhombischen Form ableiten; bei manchen Gekkonidae ist die Interclavicula subrhomboid. "In the apparently more advanced Lathrogecko, and Sphaerodactylus (cf. NOBLE, 1921) a sub-cruciform shape is attained; in Phyllodactylus as well" (CAMP). Die T- oder Ankerform der Interclavicula bei Iguania und Varanoidea ist als Reduktion von einer cruciformen Interclavicula aufzufassen.

4) Dicarlesia incognita (HUENE, 1931), nach HUENE (1932)
Carlesia incognita HUENE, 1931

HUENE (1931) beschreibt einen Lazertilierfund aus einem lithographischen Plattenkalk von Esquina Blanca, Jujuy (N-Argentinien). Das Alter der Schichten wird als Jura bis Untere Kreide angegeben. Das Stück ist als bezahnter Unterkiefer in einer Zeichnung (HUENE, 1931) dargestellt, deren Aussagewert gering ist. Die Zähne sind subakrodont oder subpleurodont befestigt. "Der Einzelzahn ist seitlich komprimiert, aber außen stark konvex, lingual eben, zugespitzt und hippenförmig rückwärts gekrümmt, mit glatten, scharf schneidenden Längsrändern vorn und hinten" (HUENE, 1931). Die Pulpahöhle reicht weit hinauf. Der schwarze Knochenrest ist etwa 4 cm lang. Die zehn, z. T. abgebrochenen Zähne stehen in dichter Reihe.

Die systematische Zugehörigkeit des Fundes ist unklar. ROMER (1966) führt ihn fraglich bei den Teiidae auf.

5) Cteniogenys antiquus GILMORE, 1928

Zehn eolacertiforme Kieferreste aus dem "Mammal layer" der oberjurassischen Morrison-Formation, Quarry No. 9 in Como Bluff, Wyoming (U.S.A.) werden in der Literatur als Lazertilier unbekannter Familienzugehörigkeit betrachtet. Aus der Kimmeridge-Kohle der Guimarota liegt ein Verwandter vom selben Genus vor. Die nordamerikanischen Formen werden nachstehend zusammen mit dem europäischen Vertreter Cteniogenys reedi n. sp. behandelt (s. Kapitel über die Kiefer und ihre Bezahnung).

6) Euposaurus thiollierei LORTET, 1892

Aus dem lithographischen Kalk von Cerin (Ain, Frankreich) sind drei Tetrapodenskelette (n° 15681-83 im Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon) bekannt, die zur Aufstellung der Gattung Euposaurus geführt haben. Die Fundschichten werden als Oberes Kimmeridge und zugleich als etwas älter als die Plattenkalke von Franken angesehen.

Die von LORTET (1892) zu den Rhynchocephalen gestellten Formen wurden von BOULENGER (1893) für Lazertilier gehalten, weil sie pleurodonte

Zähne, ein geschlossenes oberes Schläfenfenster und keine dilatierte Clavicula besäßen. Schon CAMP (1923, S. 319) bezweifelt die Pleurodontie der Bezahnung: "Some, in Lortet's figure, are set in sockets, while a few appear to have broken through the lingual walls of the alveoli to lie as pleurodont teeth do. The teeth are small, pointed, and slightly recurved at the extreme tip." Ferner weist CAMP (1923) darauf hin, daß wegen der schlechten Erhaltung des Materials die Gestalt der Clavicula und damit die systematische Zugehörigkeit von Euposaurus unklar seien (s. auch McDOWELL & BOGERT, 1954, S. 113).

Nach McDOWELL & BOGERT (1954, S. 112) müssen die Euposauriden als eine Familie incertae sedis "even as to ordinal assignment" betrachtet werden, denn "the apparently thecodont teeth cast doubt on their reference to the Squamata". Bei den Lacertilia ist keine thekodonte Bezahnung bekannt, wenn man von der Subthekodontie bei Mosasauridae absieht, die mit der Entwicklung einer besonderen Zahnbasis zusammenhängt.

COCUDE-MICHEL (1963) unterstreicht bei der Revision des Materials diese Anschauung: "les trois squelettes représentant actuellement le genre Euposaurus sont en réalité beaucoup moins bien conservés que les autres fossiles du gisement de Cerin. Ils sont fortement aplatis ... Ainsi les conditions d'observations se révèlent-elles surtout à la loupe binoculaire, très défavorables" (S. 169).

Die verschiedenen Autoren geben zu, daß durch die Erhaltung des Materials bedingt, wesentliche Fragen offen bleiben; so ist nicht klar, ob es sich um Rhynchocephalen oder Lazertilier handelt.

Mit Euposaurus thiollierei wird das Exemplar n° 15683 im Mus. d'Hist. Nat. Lyon bezeichnet.

7) Euposaurus cerinensis LORTET, 1892

Euposaurus cirinensis LORTET 1892, nach KUHN (1963)

Nach der Revision der drei Euposaurus-Funde aus dem lithographischen Plattenkalk von Cerin (Ain) durch COCUDE-MICHEL (1963) soll sich die Spezies E. cerinensis (n° 15681) durch eine geringere Zahl von präsakralen Wirbeln

von E. thiollierei unterscheiden, 23 gegenüber 24-25. Ein in der Diagnose angegebener Unterschied in der Größe der Orbitae und des interorbitalen Raumes ist wegen der sehr schlechten Erhaltung nicht ersichtlich. COCUDE-MICHEL (1963, S. 169) äußert selbst: "Du crâne, on ne peut presque plus rien analyser en dehors de la région occipitale." Der beschriebene Zustand der Exemplare läßt eine Differentialanalyse nicht zu. Für die systematische Einstufung der Form gilt, was für E. thiollierei gesagt wurde: wahrscheinlich ein Lepidosaurier incertae sedis.

8) Euposaurus lorteti HOFFSTETTER, 1964
Euposaurus cerinensis LORTET, 1892

HOFFSTETTER (1964) sieht diagnostische Unterschiede in den Proportionen des Kopfes, des Rumpfes und der Gliedmaßen zwischen dem Exemplar n° 15682 und den beiden anderen Euposaurus-Funden von Cerin (Oberkimmeridge). Das ist wegen der plattgedrückten Formen anzuzweifeln und nicht überzeugend.

Bemerkenswert ist die Beobachtung von COCUDE-MICHEL (1963) und HOFFSTETTER (1964), daß der Fund n° 15682 (E. lorteti) akrodont bezahnt sei. Sie steht im Gegensatz zu der Auffassung von CAMP (1923) und McDOWELL & BOGERT (1954), nach der eine Thekodontie der Zähne anzunehmen ist.

Wichtig ist die Feststellung von paarig vorhandenen Parietalia und Frontalia. E. lorteti zeigt ein relativ großes Foramen parietale, das an den schlecht erhaltenen anderen Exemplaren nicht zu erkennen ist.
Die systematische Zuordnung ist unklar.

9) Bavarisaurus macrodactylus (WAGNER, 1852), nach HOFFSTETTER (1953)
Homoeosaurus macrodactylus WAGNER, 1852

Ein heute nur noch durch die Gegenplatte belegter Fund aus dem Paintener lithographischen Kalk des stratigraphischen Grenzbereichs Oberkimmeridge - Unterportland wurde 100 Jahre von verschiedenen Autoren für ein Rhynchocephale gehalten. Er befindet sich unter der Nummer 1873-III im Institut für Paläontologie und Geologie in München.

Bei der Revision der Rhynchocephalen-Gattung Pleurosaurus beschreibt HUENE (1952) von Homoeosaurus macrodactylus spitze dünne Zähne in der Maxille, eine merkliche Vergrößerung von Fuß und Hand, sowie ein kurzes, dickes und proximal abgekricktes Metatarsale V: "Dies ist wohl nicht Homoeosaurus, könnte ein Lacertilier sein" (HUENE, 1952). Der letzten morphologischen Feststellung entgegen stehen die Beobachtungen an der Gattung Homoeosaurus MEYER von BROILI (1925) und die Aussage von WETTSTEIN (1931) über die Rhynchocephalia: "Wie bei den meisten Eidechsen ist das V. Metatarsale an seinem proximalen Ende sehr stark verbreitert und breit fortsatzartig gegen das Tarsale 4 gekrümmt, mit dessen fibularen Seite es artikuliert." Das Metatarsale V ist bei Rhynchocephalen und Lazertiliern ähnlich gestaltet.

Die von COCUDE-MICHEL (1963) und HOFFSTETTER (1964) aufgeführten lacertiformen Schädelmerkmale (Streptostylie des Quadratums und Fehlen des unteren Temporalbogens) sind an dem hauptsächlich nur als Abdruck vorliegenden Cranium von B. macrodactylus schwerlich zu erkennen und nicht gesichert. Aus demselben Grund läßt sich nicht bestimmt sagen, ob Frontale und Parietale paarig sind oder nicht. Nach COCUDE-MICHEL (1963) zeigt das Mandibelfragment von B. macrodactylus eine pleurodonte Befestigung der Zähne.

Interzentren zwischen den Wirbeln und intravertebrale Septen in der Schwanzwirbelsäule sind vorhanden. "Cette morphologie, qui rappelle à fois les Sphenodontia (Rhynchocéphales) et les Gekkota (Sauriens), suggère très fortement un type vertébral amphicoele, bien que je n'aie pu contrôler l'absence de condyles" (HOFFSTETTER, 1964). Von den für Homoeosaurus beschriebenen Hautverknöcherungen am ganzen Körper (s. BROILI, 1925; BARBOUR & STETSON, 1929) findet sich bei B. macrodactylus keine Spur: "et il est justifié de considérer leur absence comme étant originelle" (COCUDE-MICHEL, 1963).

BROILI (1925) hat auf die großen Unterschiede in der Länge des Rumpfes und der Extremitäten aufmerksam gemacht, die bei den männlichen und weiblichen Individuen innerhalb einer Lazertilier-Art und wohl entsprechend

auch bei Rhynchocephalia auftreten können.
Tatsache ist, daß auf Grund der Bemerkungen von HUENE (1952), Homoeosaurus macrodactylus WAGNER, 1852 gehöre nicht zum Genus Homoeosaurus, HOFFSTETTER (1953) eine Umbenennung in Bavarisaurus macrodactylus vorgenommen hat. Die systematische Stellung steht nach wie vor zur Diskussion. COCUDE-MICHEL (1963) führt die Form bei den Iguanidae auf, HOFFSTETTER (1964) rechnet sie zu den Gekkota.

Eine Präparation nach dem von KÜHNE (1961a) vorgeschlagenen Verfahren könnte vielleicht die Frage klären, ob es sich tatsächlich um einen Vertreter der Lacertilia oder der Rhynchocephalia handelt.

10) Proaigialosaurus huenei KUHN, 1958

Aus dem lithographischen Plattenkalk von Eichstätt, Franken (Grenzbereich Oberkimmeridge - Unterportland) wurde von privater Hand ein Fund zur Bestimmung vorgelegt, den KUHN (1958) als ältesten Vertreter der Varanoidea beschreibt. KUHN bringt die nur als Schädelabdruck überlieferte Form in Beziehung zu den Aigialosauriden aus der Unterkreide von Istrien.

Das Stück fällt durch seine relativ lange Schnauze, verlängerte Nares und einen breiten Jochbogen auf. Ein kleines Pinealforamen liegt im vordersten Teil des ziemlich schmalen unpaaren Parietale. Die Länge des Abdruckes mißt 37 mm. Die unzureichende schematische Skizze des Exemplares von KUHN (1958) fordert eine Prüfung, ob es sich wirklich um einen Squamaten handelt oder, wie schon HOFFSTETTER (1964) zu bedenken gibt, um einen Vertreter der Pleurosauriden, die im Obermalm von Franken zahlreich vorhanden sind.

Die Zähne sind nach KUHN (1958, S. 381) zart gebaut und mit scharfer Spitze versehen. Sie stehen nach der Zeichnung in ungefähr gleichem Abstand und sind nach vorn gerichtet. Hier scheint ein Unterschied zum Bezahnungsmodus der unterkretazischen Aigialosauriden vorzuliegen. KORNHUBER (1901) beschreibt von Opetiosaurus bucchichi auf Sockel stehende, nach hinten gekrümmte Hakenzähne, die entweder dicht oder in ungleichen Zwischenräumen aneinandergereiht sind.
Die systematische Kennzeichnung des Fundes ist problematisch.

11) Palaeolacerta bavarica COCUDE-MICHEL 1961, nach HOFFSTETTER (1964)
Palaeolacerta bavariscus COCUDE-MICHEL, 1961

Aus dem Solnhofener Plattenkalk (Grenzbereich Oberkimmeridge - Unterportland) liegt ein Fund auf Platte und Gegenplatte vor, der als Lazertilier beschrieben wurde; das Exemplar befindet sich im Institut für Paläontologie und Geologie in München. Es ist stark deformiert und bisher noch nicht präpariert. Aus der Abbildung von Palaeolacerta (HOFFSTETTER, 1964) ist nicht zu ersehen, daß das Parietale unpaar, aber Nasale und Frontale paarig wären. Eine Streptostylie des Quadratums ("dont on ne voit que des vestiges", HOFFSTETTER, 1964) ist nicht schlüssig nachgewiesen. Das gilt gleichermaßen auch für die Behauptung einer pleurodonten Bezahnung.

Allein die Gestaltung der Schultergürtelelemente deutet auf eine Zugehörigkeit des Fundes zu den Lazertiliern. Scapula und Coracoid sind bei Palaeolacerta getrennt, ein Merkmal, das als ursprünglich angesehen wird (HOFFSTETTER, 1964). Das Coracoid zeigt einen charakteristischen bogenförmigen Ausschnitt, ein geschlossenes zweites Coracoidfenster und ein Foramen diazonale.

COCUDE-MICHEL (1961) hält die Wirbel von Palaeolacerta für procoel; HOFFSTETTER (1964) dagegen beschreibt eine hintere Aushöhlung des Wirbelkörpers und konstatiert eine Amphicoelie der Wirbel. Aus dem amphicoelen Wirbelbau schließt er auf eine Zugehörigkeit von Palaeolacerta zur Gruppe Gekkota.

Wegen der Existenz eines geschlossenen zweiten Coracoidfensters, das nach HOFFSTETTER (1964) nur noch beim rezenten Iguaniden Crotaphytus auftreten soll, räumt HOFFSTETTER für Palaeolacerta ein: "il pourrait être invoqué pour interpréter celui-ci comme un pré-Iguanien ou un proto-Iguanien, dont les vertèbres seraient restées au stade amphicoele."

Da es sich bei diesen Zuordnungen um ungesicherte Annahmen handelt, ist Palaeolacerta bis auf weiteres als Lazertilier incertae sedis zu betrachten.

12) Meyasaurus faurai VIDAL 1915, nach HUENE (1952)
Meyasaurus Faurae VIDAL, 1915

Eine Rumpfwirbelsäule ohne Kopf und Schwanz aus dem lithographischen Plattenkalk von Rubies, Montsech, in der nordspanischen Provinz Lérida wurde 50 Jahre als sphenodontid angesehen. Das Alter der Fundschichten ist Oberjura. Von derselben Fundstelle stammt der Lazertilierschädelrest Ilerdaesaurus crusafonti HOFFSTETTER (1965) und verschiedene andere Vertebraten (s. BROILI, 1932). Nach der partiellen Präparation konnte HOFFSTETTER (1965) auf Grund des Baues von Scapula und Coracoid die Lazertiliernatur des Stückes nachweisen.

Der von VIDAL (1915) und COCUDE-MICHEL (1963) angegebenen Amphicoelie der Wirbel widerspricht HOFFSTETTER (1965): "Malgré l'écrasement, il est clair qu'elles appartiennent au type procoele: elles portent un condyle postérieur assez fort, incliné, légèrement dilaté par rapport à son col."

Da die ventrale Seite der Wirbelsäule exponiert liegt, ist das Fehlen von Anzeichen eines für Rhynchocephalen typischen Gastralskeletts auffällig. Bemerkenswert ist das plötzliche Auftreten von verkürzten, zarten Rippen im lumbalen Rumpfabschnitt. Diese Eigenschaft ist nach HOFFSTETTER (1965) bisher nur von Lacertoidea (Lacerta, Ameiva) bekannt.

Auf Grund eines Fischkoprolithen in der Lumbalregion des Fundstückes meint HOFFSTETTER (1965): "Meyasaurus avait un régime alimentaire (piscivore) qu'on ne connaît chez aucun Saurien actuel, mais qui a dû être celui de divers Varanoides du Crétacé." Eine piscivore Ernährungsweise wird aber auch vom rezenten Wasserteju Neusticurus beschrieben.

HOFFSTETTER (1965) stuft den Fund als Lacertoiden ein. Aus den vorliegenden Indizien ergibt sich der Schluß, Meyasaurus faurai mit dem Schädelfund Ilerdaesaurus crusafonti in Beziehung zu bringen, da für beide Exemplare lacertoide, respektive teiide Merkmale genannt werden. Es bleibt zu prüfen, ob nicht beide Formen zum selben Taxon gehören, zumal sie als einzige Lazertilierfunde vom Montsech aus derselben Schicht und demselben Steinbruch stammen.

Das Stück Meyasaurus faurai befindet sich im Mus. geol. munic. Barcelona.

13) Ilerdaesaurus crusafonti HOFFSTETTER, 1965

Die oberjurassischen lithographischen Plattenkalke von Rubies, Montsech, Provinz Lérida (Spanien) sind für terrestrische Wirbeltierfunde bekannt. Von dieser Lokalität liegt die rechte Mandibel und der Abdruck des Schädeldaches (ca. 15 mm) eines Lazertiliers vor. Der Fund wird im Inst. prov. Paleont. Sabadell (Mont. 10) bei Barcelona aufbewahrt.

Auf Grund des bi- und tricuspiden Zahnbaues, der pleurodonten Zahnbefestigung und der Hockeyschläger-Gestalt des Squamosums stellt HOFFSTETTER (1965) diese Form zu den Scincomorpha. Es muß erwähnt werden, daß die Disposition des Postfrontale und Postorbitale, sowie die Verlängerung des Parietale an anguide Lazertilier (Gerrhonotus, Peltosaurus) erinnert, aber es sind von Ilerdaesaurus keine Osteodermen überliefert. Ferner ist die beschriebene Schädelmorphologie auch von teiiden Formen der oberkretazischen Lance-Formation bekannt (s. ESTES, 1964). Der Teiide Meniscognathus altmani ESTES, 1964 ist wegen der Anzahl (28) und der sntsprechenden Heterodontie der Zähne mit Ilerdaesaurus (ca. 30 Zähne) vergleichbar. Die charakteristische Bezahnung von Ilerdaesaurus kann bisher mit keiner von Anguimorpha verglichen werden. Dieses Kriterium ist mit Vorbehalt zu sehen, da es auf eine funktionsmorphologische Eigenschaft zurückgeht. Das von HOFFSTETTER (1967) als Lacertoide beschriebene Mandibelfragment (Durotrigia triconidens) aus dem Obersten Jura (Purbeck) von Swanage, Südengland ist mit dem Dentale von Ilerdaesaurus vergleichbar. Wegen der Bruchstückhaftigkeit beider Exemplare hält HOFFSTETTER (1967) an der Aufstellung zweier Genera fest. Die bei Teiidae fehlende basale Exkavation der Zähne (McDOWELL & BOGERT, 1954; EDMUND, 1960) läßt sich auch für Durotrigia annehmen. Der Unterkiefer von Ilerdaesaurus ist lingual noch nicht freigelegt worden.

Als weiterer Fund von derselben Stelle wurde schon Meyasaurus faurai genannt, den HOFFSTETTER (1965) als Lazertilier identifizieren konnte. Einige Besonderheiten (s. o.) sprechen für eine Zugehörigkeit zu den Lacertoidea.

Wenn es sich um Vertreter der Teiidae handelt, wäre dies der erste und dazu fossile Nachweis von Schienenechsen in Europa; die Teiiden sind

heutzutage nur aus der Neuen Welt bekannt. Die endgültige Präparation ist daher besonders wichtig; ein Teiide würde ein weiteres Indiz für den im Obersten Jura noch bestehenden Zusammenhang zwischen dem amerikanischen Kontinent und der Alten Welt darstellen (s. WEGENER' sche Kontinentalverschiebungstheorie, 1929).

14) Ardeosaurus brevipes (MEYER, 1855), nach MEYER (1860) und BROILI (1938)

"Homoeosaurus" brevipes MEYER, 1855
? Ardeosaurus brevipes (MEYER, 1855), nach ZITTEL (1887-90)
Homoeosaurus (Ardeosaurus) brevipes MEYER 1855, nach BROILI (1925)
Ardeosaurus brevipes (MEYER, 1855), nach BROILI (1938)

Das Original eines Reptilfundes aus dem Plattenkalk (Grenzbereich Oberkimmeridge - Unterportland) von Workerszell bei Eichstätt, Franken ist verlorengegangen. Im British Museum, London existiert ein Abguß davon (N. 38 006, nach COCUDE-MICHEL, 1963, S. 146). Das streptostyle Quadratum und die Gestaltung des Squamosums beweisen die Zugehörigkeit zu den Lazertiliern (MEYER, 1860; CAMP, 1923).

Ardeosaurus brevipes zeichnet sich durch ein breites, unpaares Parietale, schmale Supratemporalfenster, paarige Frontalia, kleine Jugalia, große, gedrungene Wirbel aus, ferner durch einen dicken Nacken, durch kurze Gliedmaßen und durch eine im Vergleich zur Rumpfwirbelsäule breite Schwanzbasis (regenerierter Schwanz). Hautverknöcherungen fehlen. Die Paarigkeit der Nasalia ist wegen der schlechten Erhaltung nicht gesichert (CAMP, 1923).

Aus der Darstellung von MEYER (1860), daß Ardeosaurus brevipes ein verkürztes Jugale und damit einen hinten offenen Postorbitalbogen (s. auch Varanus sp.) besäße, folgern CAMP (1923), HOFFSTETTER (1955, 1962) und COCUDE-MICHEL (1963) die Zugehörigkeit zu den Gekkota, die eine Regression des Postorbitalbogens und Supratemporalbogens als besonderes Merkmal aufweisen. Dazu bemerkt BROILI (1938) kritisch: "Die Annahme H. v. MEYERs, daß der Augenhinterrand bei seinem Tier wie bei Monitor offen gewesen sei, kann ich nicht teilen, glaube vielmehr, daß dies in der Erhaltung liegt, da der Schädel durch Druck gelitten hat."

HOFFSTETTER revidiert 1964 seine frühere Ansicht, indem er an Hand des Abdruckes feststellt, daß das schlanke Jugale keine Anzeichen einer Atrophie seines Ramus ascendens zeigt: "Il en va tout autrement chez les formes à orbite ouverte en arrière (Varanus, Yabeinosaurus, etc.), où le processus ascendant du jugal est raccourci et prolongé par un ligament qui le relie au postorbitofrontal."

Ein Pinealforamen fehlt zwar auf der Zeichnung (MEYER, 1860; CAMP, 1923), wird aber in der Beschreibung als vorhanden aufgeführt. Das unpaare Parietale mit einem Parietalforamen, das paarige Frontale, das Vorhandensein eines Supratemporalbogens und der geschlossene Postorbitalbogen stellen Unterschiede zu den Verhältnissen bei rezenten Gekkota dar und berechtigen zum Beibehalt der besonderen Familie Ardeosauridae CAMP, 1923. Ardeosaurus brevipes (MEYER, 1855) ist nicht zu verwechseln mit Homoeosaurus brevipes ZITTEL 1887, (non MEYER) aus Painten in Franken.

15) Ardeosaurus digitatellus (GRIER, 1914), nach HOFFSTETTER (1964)

Typ: Homoeosaurus digitatellus GRIER, 1914
Eichstättisaurus digitatellus (GRIER, 1914), nach COCUDE-MICHEL (1963)

Paratyp: "wohl id. mit" Homoeosaurus (Ardeosaurus) brevipes MEYER 1855, nach BROILI (1925)
"zu vereinigen mit" ? Ardeosaurus schröderi BROILI, 1938
Eichstättisaurus digitatellus (GRIER, 1914), nach COCUDE-MICHEL (1963)
Ardeosaurus cf. digitatellus (GRIER, 1914), nach HOFFSTETTER (1964, 1966)

Als Typ für die Spezies gilt die Nr. 4026 der Bayet-Collection im Carnegie Museum, Pittsburgh (Pennsylvania). Das Stück stammt aus dem Solnhofener Plattenkalk (Kimmeridge-Portland-Grenze). COCUDE-MICHEL (1963) erkannte als erste die Lazertiliernatur des Fundes, der vorher als Rhynchocephale angesehen wurde.

Aus dem Schädelabdruck lassen sich deutlich das Parietalforamen eines wahrscheinlich unpaaren Parietale, eine Mittelnaht des Frontale, hockeyschlägerartige Squamosa im Zusammenhang mit vorn verbreiterten Supra-

temporalfenstern, sowie die Streptostylie der Quadrata ablesen. Der Typ (Abdruck der Dorsalseite des Skeletts) zeigt ungefähr 28 präsakrale Wirbel; dieselbe Anzahl (28) besitzt der Paratyp von Eichstätt, gegenüber ca. 30 Präsakralwirbeln bei Eichstättisaurus schröderi (BROILI, 1938).

SIEBENROCK (1895) und HOFFSTETTER & GASC (1969) weisen darauf hin, daß die Zahl der präsakralen Wirbel bei Sauria bedeutenden und interspezifischen Schwankungen unterliegt, z. B. besitzt Lygosoma taeniolatum 26 präsakrale Wirbel und L. sundevalli 36, Chalcides ocellatus 40 und Ch. tridactylus 61 (s. BROILI, 1938). Bei Ardeosaurus brevipes (MEYER, 1855) lassen sich ungefähr 28 präsakrale Wirbel zählen.

Ein weiteres Exemplar (Ardeosaurus cf. digitatellus) wird unter der Nr. 1923.I.501 im Institut für Paläontologie und Geologie in München aufbewahrt. Die ursprüngliche Lokalitätsangabe Solnhofen (BROILI, 1925, S. 109) wurde korrigiert; das Stück stammt wahrscheinlich von Schernfeld bei Eichstätt aus dem stratigraphischen Grenzbereich Oberkimmeridge - Unterportland (BROILI, 1938). BROILI (1938) nahm an, das Skelett zeige dem Beschauer die Ventralseite; dagegen sprechen die photographischen Abbildungen bei COCUDE-MICHEL (1963) und HOFFSTETTER (1964), ferner die zeichnerische Darstellung des Schädeldaches bei HOFFSTETTER (1966) für eine dorsale Exposition des Fundes. Nach Schädelbau und Wirbelsäule, sowie den Längenverhältnissen der Extremitäten gehören beide Exemplare zur selben Spezies.

HOFFSTETTER (1964) räumt für das Typusexemplar von Ardeosaurus digitatellus ein: "il n'est pas exclu que soit la forme complètement adulte de A. brevipes." Auch für A. cf. digitatellus bemerkt HOFFSTETTER (1964): "il pourrait représenter la forme adulte de A. brevipes."

Da die Stücke unpräpariert sind, läßt sich über den Wirbelbau nichts aussagen. Die Frage nach der Bezahnung muß wegen des Zustandes der vorliegenden Exemplare unbeantwortet bleiben.

Das Genus Ardeosaurus wird von NOPCSA (1908) und BROILI (1938) in die Nähe der Scincomorpha gestellt, von COCUDE-MICHEL (1963) und HOFFSTETTER (1964, 1966) zur Überfamilie Gekkonoidea.

16) Eichstättisaurus schröderi (BROILI, 1938), nach KUHN (1958) & HOFFSTETTER (1964)

? Ardeosaurus schröderi BROILI, 1938
Broilisaurus schroederi (BROILI, 1938), nach HOFFSTETTER (1953), non Broilisaurus KUHN, 1938
Eichstättisaurus schröderi (BROILI, 1938), nach KUHN (1958)
Eichstättisaurus digitatellus (GRIER, 1914), nach COCUDE-MICHEL (1963)

Das Exemplar Nr. 1937.I.1 im Institut für Paläontologie und Geologie, München stammt aus dem lithographischen Plattenkalk von Wintershof bei Eichstätt (Kimmeridge-Portland-Grenze). Es stellt den besterhaltenen bekannten Lazertilierfund aus den oberjurassischen Plattenkalken Frankens dar.

Der sorgfältigen Beschreibung durch BROILI (1938) konnten spätere Autoren keine neuen anatomisch-morphologischen Beobachtungen hinzufügen. Der Schädel zeigt die wahrscheinliche Unpaarigkeit von Nasale, Frontale und Parietale. Es ist ein Pinealforamen in der Mitte des Parietale vorhanden. Das Squamosum ist hockeyschlägerartig gekrümmt. Das Quadratum ist frei beweglich (streptostyl). Die Orbitae und oberen Schläfenöffnungen sind geschlossen (wie wahrscheinlich auch bei Ardeosaurus). Die auf dem Prämaxillare und Maxillare erhaltenen Zähne sind klein, schlank und dicht aneinander gereiht. Ihre Spitzen sind schwach nach hinten gebogen. Die Zahngröße nimmt nach hinten allmählich ab. Die Befestigung am Kiefer scheint pleurodont zu sein (BROILI, 1938; COCUDE-MICHEL, 1963). Die Zahl der präsakralen Wirbel beträgt 30-31 (BROILI, 1938). Da die Wirbelsäule unpräpariert in Dorsalansicht vorliegt, kann nicht entschieden werden, ob es sich um amphicoele oder procoele Wirbel handelt. Hautverknöcherungen sind nicht nachgewiesen.

Auf Grund des schmalen unpaaren Frontale gegenüber einem breiten paarigen Frontale bei Ardeosaurus brevipes und A. digitatellus und der größeren Zahl von präsakralen Wirbeln bei Eichstättisaurus schröderi wird eine taxonomische Trennung beider Formentypen gerechtfertigt. BROILI (1938) sieht darin nur einen Artunterschied, HOFFSTETTER (1964, 1966) einen generischen.
BROILI (1938) vereinigte A. cf. digitatellus (nach HOFFSTETTER, 1964)

mit Eichstättisaurus schröderi (nach HOFFSTETTER, 1964) zu einer Spezies, ? Ardeosaurus schröderi. COCUDE-MICHEL (1963) faßte Ardeosaurus digitatellus (aus dem Carnegie Museum, Pittsburgh), Ardeosaurus cf. digitatellus (Nr. 1923.I.501, München) und Eichstättisaurus schröderi (Nr. 1937.I.1, München) zur Spezies Eichstättisaurus digitatellus (GRIER, 1914) zusammen. Gegen diese beiden Ansichten sprechen die genannten Unterschiede.

Ob es sich um zwei Gattungen handelt, wie HOFFSTETTER (1964, 1966) annimmt, ist fraglich, da nur die Differenz in der Anzahl der Präsakralwirbel gesichert ist.

BROILI (1938) stellt Eichstättisaurus schröderi (nach KUHN und HOFFSTETTER) in die Nähe der Scincomorpha und hält hinsichtlich des Wirbelbaues eine Verwandtschaft mit den Xantusioidea für möglich. ROMER (1956), KUHN (1958)(1963) und TATARINOV (1964) folgen dieser Ansicht; die beiden letzten nennen eine selbständige scincomorphe Familie, Eichstättisauridae.

COCUDE-MICHEL (1963) ordnet die Eichstättisauridae nicht überzeugend den Gekkonoidea zu. HOFFSTETTER (1966) rechnet Eichstättisaurus zur Familie Ardeosauridae innerhalb der Überfamilie Gekkonoidea. Eine Zuordnung zu den Gekkota erscheint mir ungerechtfertigt, da der Jochbogen im Gegensatz zu den Gekkoniden und Pygopodiden nicht reduziert ist, die medianen Schädelknochen - vielleicht ausgenommen die Prämaxillaria - unpaar sind und das Parietale ein wohlausgebildetes zentrales Pinealforamen besitzt ("Unter den Sauriern fehlt es den Geckonen, den Teiiden und den Amphisbaeniden." BOVERI, 1925).

17) Die folgenden Lazertilier des Obersten Jura (aus dem Grenzbereich Unter- und Mittelpurbeck) von Swanage, Südengland

Macellodus brodiei OWEN, 1854, non HOFFSTETTER (1967)

Saurillus obtusus OWEN, 1855, non HOFFSTETTER (1967)
dazu gehören
Saurillus robustidens HOFFSTETTER, 1967
Paramacellodus oweni HOFFSTETTER, 1967

Pseudosaurillus becklesi HOFFSTETTER, 1967
dazu gehört
aff. Saurillus obtusus HOFFSTETTER, 1967, non OWEN (1855)

Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967
dazu gehört
aff. Macellodus brodiei HOFFSTETTER, 1967, non OWEN (1854)

Dorsetisaurus purbeckensis HOFFSTETTER, 1967
dazu gehört
Dorsetisaurus hebetidens HOFFSTETTER, 1967

werden im Zusammenhang mit den engverwandten Formen aus der Guimarota behandelt. Dadurch daß die Originale von OWEN (1854, 1855) nicht auffindbar sind, ist eine nomenklatorische Verwirrung aufgetreten. Das Guimarota-Fundgut trägt zur Aufklärung der Swanage-Formen bei, die danach erneut zu bearbeiten wären.

18) Durotrigia triconidens HOFFSTETTER, 1967

Ein ca. 7 mm langes Bruchstück eines linken Dentale aus dem untersten Mittelpurbeck von Swanage ("Mammalian Beds") im British Museum (R. 8122, coll. BECKLES) zeichnet sich durch den Besitz von dreispitzigen, pleurodonten Zähnen aus. Der Zahnersatz erfolgt durch Resorption der Hinterseite der alten Zahnbasis; darin gleicht Durotrigia den von EDMUND (1960) beim Teiiden Tupinambis nigropunctatus dargestellten Verhältnissen. Es wäre zu untersuchen, ob Durotrigia mit Ilerdaesaurus crusafonti HOFFSTETTER, 1965 aus dem Oberjura von Rubies, Montsech, Nordspanien in enger verwandtschaftlicher Beziehung steht.

Abb. 1 A: Tupinambis nigropunctatus (nach EDMUND, 1960, S. 63)
B, C, D: Durotrigia triconidens HOFFSTETTER, 1967 (S. 362)
British Museum R. 8122, coll. BECKLES.

C Die Kiefer und ihre Bezahnung

HOFFSTETTER (1964) hat nach einem Gespräch mit Dr. S. Henkel und Dr. B. Krebs vom Lehrstuhl für Paläontologie der F. U. Berlin das Vorhandensein von scincomorphen Kieferresten aus der portugiesischen Braunkohlengrube Guimarota bekannt gemacht und auf eine mögliche verwandtschaftliche Beziehung zu den Purbeck-Formen von Südengland hingewiesen, die zuerst von OWEN 1854 und 1855 beschrieben worden sind.

Die Revision des Lazertilier-Materials aus dem untersten Mittelpurbeck von Swanage ("Mammalian Beds") durch HOFFSTETTER (1967) stützt sich auf das reiche Material der BECKLES-Sammlung im British Museum, London (170 Sauria-Exemplare). Im "Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum, Part I" von LYDEKKER (1888) sind folgende Stücke aus der BECKLES-Kollektion (Ankauf 1876) als "Species Macellodus brodiei OWEN 1854, including Saurillus obtusus OWEN 1855" gekennzeichnet: Nr. 48230-2, 48233, 48368, 48370, 48385. Wie Dr. Henkel und Dr. Krebs 1964 in London feststellten, trägt die Katalog-Nr. 48233 DD jetzt die neue Bezeichnung R. 8242. Es handelt sich dabei um ein linkes Dentalefragment von 12 mm Länge mit mindestens 25 Zähnen bzw. Zahnalveolen. Den beiden Herren verdanke ich eine Skizze mit der Legende "Pseudosaurillus oder Saurillus sp., Mittelpurbeck, Durdlestone Bay, Swanage". Das Swanage-Material befand sich damals in Bearbeitung von HOFFSTETTER, der dieses Stück in seiner Veröffentlichung (1967) nicht erwähnt, obwohl es von LYDEKKER (1888) als ein typisches Exemplar von Macellodus brodiei OWEN 1854 angesehen worden war.

Die Erstbeschreibung von Lazertiliern aus dem obersten Jura von Swanage erfolgte an Hand der Stücke aus der BRODIE-Sammlung. LYDEKKER hat das von OWEN 1854 und 1855 beschriebene BRODIE-Material nie vorliegen gehabt, da die BRODIE-Collection erst 1895 vom British Museum angekauft wurde, lange nach der Fertigstellung des LYDEKKER-Katalogs. Allerdings hatte BRODIE schon von 1853 an stets kleine Schenkungen an das British Museum gemacht (ZEUNER, 1939), unter denen sich aber keine Purbeck-Lazertilier von Swanage befanden.

HOFFSTETTER (1967), der bei der Revision wohl das ganze Purbeck-Material des British Museum durchgesehen hat, vermißt die von OWEN beschriebenen BRODIE-Funde und hält sie für verloren.

Unter der BRODIE-Aufsammlung von Durdlestone befanden sich außer Reptilien auch Säugetierkiefer, die sich im Sedgwick-Museum in Cambridge wiederfanden (CLEMENS, 1963). Daß diese Stücke nach Cambridge gelangt sind, überrascht nicht, wenn man bedenkt, daß in Cambridge SEDGWICK der Lehrer von BRODIE war und sicher mit Schenkungen bedacht worden ist. Der Kurator, Herr Dr. Forbes, konnte außer drei registrierten Säugetierresten kein weiteres Material von der BRODIE-Kollektion im Sedgwick-Museum finden.

Wir können aus dem Gesagten folgern, daß das gesuchte Lazertilier-Material BRODIE's aus Swanage nie im Besitz des British Museum gewesen ist. Hiermit sind die von OWEN beschriebenen Belegstücke gemeint; denn HOFFSTETTER (1967) fand im British Museum nur drei unbedeutende Exemplare, die einst mit der BRODIE-Collection angekauft worden waren.

Unter den beiden aus Swanage bekannten Lazertilier-Genera Macellodus OWEN 1854 und Saurillus OWEN 1855 wird von den einzelnen Autoren (OWEN, LYDEKKER, HOFFSTETTER) Verschiedenes verstanden. LYDEKKER (1888) hält mangels der Originalstücke beide Gattungen für identisch und faßt sie zu Macellodus brodiei OWEN, 1854 zusammen. Der verschollene Typ von Macellodus brodiei OWEN, 1854, ein ca. 25 mm langes, auffällig nach unten gebogenes Maxillare, ist größer als die beiden Paratypen, zwei fragmentäre Dentalia (das gut erhaltene ist ca. 17 mm lang). Alle drei Exemplare zeigen nach OWEN (1854, 1861) gleichermaßen eine besondere Bezahnung, durch die sie sich, abgesehen von der Kiefergröße und-gestalt, deutlich von Saurillus obtusus OWEN, 1855 (Typ: ein 10 mm langes rechtes Dentale) unterscheiden. Die Zähne von Macellodus sind nach OWEN (1854) fest in der Alveolarhöhlung verwachsen, die Zahnkronen sind breit und seitlich zusammengedrückt, ihre Spitzen sind annähernd halbkreisförmig gerundet und in nicht usiertem Zustand leicht zugespitzt. Die Spatenform der Zähne erklärt den Gattungsnamen. Der Zahnschmelz zeigt eine besondere longitudinale Rippung. Die Zahnbasis ist

gegenüber der Zahnkrone verschmälert. OWEN hat die Zähne von Macellodus mit denen von Hylaeosaurus und Echinodon verglichen, aber die Unterschiede deutlich herausgestellt.

Auf Grund dieser Besonderheiten der Typexemplare von Macellodus brodiei OWEN, 1854 aus der BRODIE-Sammlung und der andersartigen Kiefer des BECKLES-Materials ist eine Zusammenfassung der Genera Macellodus und Saurillus im Sinne von LYDEKKER (1888) nicht aufrecht zu erhalten. Das Exemplar Brit. Mus. Nr. 48233-DD (= R. 8242) kann wegen der Morphologie seiner Zähne mit der Diagnose von Saurillus OWEN, 1855 (S. 123) verglichen werden, gehört aber wahrscheinlich zu Pseudosaurillus becklesi HOFFSTETTER, 1967.

Die Aufstellung des Neotyps Brit. Mus. R. 8182, coll. BECKLES für Macellodus brodiei OWEN, 1854 nach HOFFSTETTER (1967) ist meines Erachtens nicht gerechtfertigt, da er der OWEN'schen Darstellung von Macellodus in keiner Weise entspricht. Das 17 mm lange Dentale der nicht auffindbaren Originale zeigt nach der Abbildung von OWEN, 1854, S. 424 eine viel längere obere Suturgrenze zum Supraangulare als das 14 mm lange Dentale des Neotyps R. 8182, bei dem dagegen die untere Suturgrenze zum Supraangulare und Angulare deutlich länger ist. Da diese Knochengrenzen nach den Verhältnissen bei den rezenten Lacertilia keine plesiomorphen Merkmale darstellen, ist der spitzwinkelige Einschnitt im hinteren Dentaleabschnitt von taxonomischer Bedeutung. Er ist charakteristisch für Scincomorpha und besitzt in seiner speziellen Ausbildung innerhalb dieser Gruppe diagnostischen Wert. Die Abbildungen des Originalmaterials von Macellodus haben vor allem wegen der differenten Bezahnung keine Beziehung zur Darstellung des Neotyps von HOFFSTETTER (1967), der pleurodont befestigte, lange Zahnzylinder zeigt. Die Zähne von Macellodus nach OWEN (1854, 1861) sind charakteristisch breit, gedrungen, wahrscheinlich subpleurodont und gegenüber der Zahnbasis bauchig abgesetzt; die Größenordnungen haben HOFFSTETTER (1967) zu der Bemerkung veranlaßt "est suspecte (dents de 1 mm de diamètre !)". Auffällig ist die Längsrippung des Schmelzes, die nach den Seiten divergiert, aber in der Mitte zur Zahnspitze konvergiert.

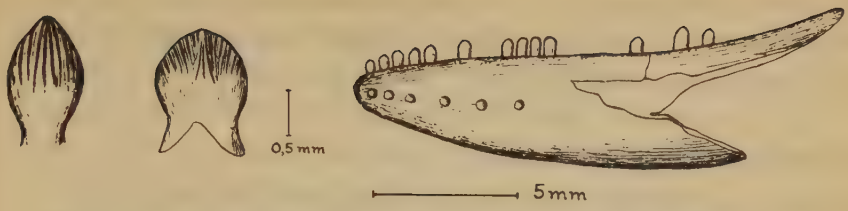


Abb. 2 Macellodus brodiei OWEN, 1854, coll. BRODIE (nach R. OWEN, 1854, S. 424 u. 1861, Taf. 8).

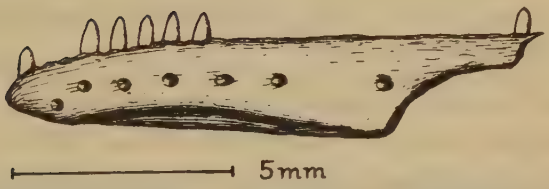


Abb. 3 Macellodus brodiei, incl. Saurillus obtusus nach LYDEKKER (1888), Brit. Mus. R. 8242, coll. BECKLES ("Pseudosaurillus od. Saurillus" nach einer Skizze von Dr. Henkel und Dr. Krebs).

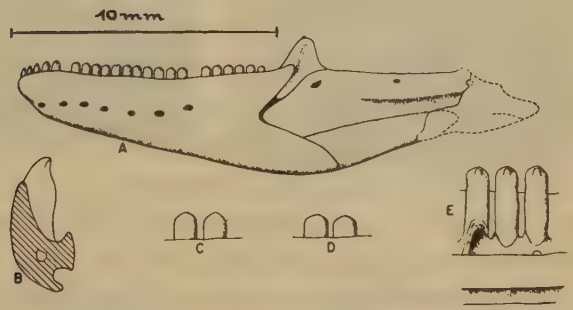


Abb. 4 Macellodus brodiei nach HOFFSTETTER, 1967 Brit. Mus. R. 8081, coll. BECKLES (nach R. HOFFSTETTER, 1967, S. 351).

Aus der Grube Guimarota liegen drei isolierte Zähne (Gui.L.138, Gui.L.139 und Gui.L.158) vor, die der geschilderten Anatomie der Macellodus-Zähne (OWEN, 1854, 1861) entsprechen.

Macellodus cf. brodiei OWEN, 1854

Material.- cf.-Typ: Gui.L.139 (s. stereo-scanning Photo, ein 0,85 mm großer Zahn von lingual); als weitere Belegstücke Gui.L.138 und Gui.L.158, zwei Zähne.

Vorkommen.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- Breite mitra- oder spatenförmige Zähne mit longitudinaler Schmelzrippung, die zum Vorder- und Hinterrand divergiert und in der Mitte zur Zahnspitze konvergiert.

Erörterung.- Die Breite der drei Zähne aus dem Guimarota-Fundgut stimmt mit der Zahnbreite von Macellodus OWEN, 1854 überein (0,8 - 1 mm). Die Zähne sind usiert und zeigen daher eine geringe Höhe (ca. 1 mm). Die feinen Schmelzrippen sind auf beiden Seiten der Zähne vorhanden; allerdings sind sie auf der stärker konvexen Buccalseite viel schwächer ausgebildet. Die Zähne besitzen eine kleine Pulpahöhle. Sie sind an der Zahnbasis abgebrochen, deren verengter (taillierter) Ansatz am Stück Gui.L.138 sichtbar ist. Die wirkliche Mitra- oder Spatenform der Zähne spricht gegen den Neotyp von HOFFSTETTER (1967).

Bemerkung.- Macellodus brodiei OWEN, 1854 ist identisch mit Macellodon Brodiei OWEN, 1861; das versteht sich als Lapsus von OWEN. Über die systematische Stellung von Macellodus OWEN, 1854 können nur Vermutungen geäußert werden. Da die Dentalia des Originalmaterials am diagnostischen Hinterende abgebrochen zu sein scheinen, ist der augenscheinliche spitzwinkelige Suturverlauf als scincomorphe Eigenschaft nicht sicher. Die wurzelähnliche Basis und die Schmelzmorphologie der Zähne weisen eher auf eine Verwandtschaft mit Lisboasaurus n. g. aus der Guimarota, der mit der anguimorphen Form Dorsetisaurus HOFFSTETTER, 1967 aus Swanage verwandt ist.

Der nach dem Vorausgegangenen nomenklatorisch verwaiste Neotyp (Brit. Mus. Nr. R. 8182, coll. BECKLES) für Macellodus nach HOFFSTETTER scheint direkt mit dem Exemplar Brit. Mus. Nr. R. 8082 (Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967) verwandt zu sein. Ein Unterschied besteht nur in der Größe der Mandibel; Becklesisaurus scincoides (R. 8082) ist um etwa zwei Drittel größer als R. 8182 und R. 8o81. Die von HOFFSTETTER (1967) auf der Außenseite der Mandibel R. 8082 beobachtete leichte Torsion des Angulare ist beim Bruchstück R. 8182 nicht überliefert.

Ich schlage daher vor, die von HOFFSTETTER zu Macellodus brodiei gestellten Stücke der BECKLES-Kollektion (Brit. Mus., R. 8182, R. 8081, R. 8099, R. 8113, R. 8120, R. 8184, R. 8197, R. 8204) der Gattung Becklesisaurus HOFFSTETTER, 1967 zuzuordnen.

Im Guimarota-Fundgut finden sich zahlreiche vergleichbare Kieferfragmente.

Abb. 5 Gui. L. 139
Macellodus cf. brodiei OWEN, 1854 (vgl. OWEN, 1861, Taf. 8), Zahn von lingual (stereo-scanning)

Abb. 6 Gui. L. 138
Macellodus cf. brodiei OWEN, 1854, Zahn von lingual (stereo-scanning)

Becklesisaurus hoffstetteri n. sp.

Derivatio nominis.- hoffstetteri: nach Dr. Robert Hoffstetter (Paris), der entsprechendes Material aus der BECKLES-Collection des British Museum beschrieben und die Gattung Becklesisaurus aufgestellt hat.

Typ-Spezies der Gattung.- Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967.

Holotyp.- Gui.A.56, ein linkes Dentale.

Paratypen.- 35 Kieferteile und ca. 20 kleine Kieferbruchstücke.

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- Dentale mit ca. 24 pleurodonten, relativ langgestreckten Zähnen, deren Spitzen lingual eine charakteristische, in eine abgesetzte Schneidekante auslaufende Rippung aufweisen, und mit einer langen Kontaktfläche (Sutur) für ein weit nach vorn reichendes Spleniale.

Erörterung.- Becklesisaurus hoffstetteri kann leicht an der charakteristischen Zahnmorphologie erkannt werden, die auch von HOFFSTETTER (1967) für seinen "Macellodus brodiei" (R. 8182 und Paratypen) und Becklesisaurus scincoides (R. 8082) dargestellt worden ist. Die Zähne besitzen konträr zur glatten konvexen Buccalseite im oberen Abschnitt der Lingualseite eine besondere Schmelzrippenbildung. Zwei Schneidekanten auf der lingualen Oberfläche der Zähne konvergieren nach anfänglichem parallelen Verlauf an der Zahnspitze zu einer abgesetzten Spitze; dadurch ist zwischen diesen beiden Kanten eine dem Zahnumriß entsprechende kleinere Fläche hervorgehoben, und die Zähne erhalten ein beitelartiges Aussehen. Im vorderen und mittleren Kieferabschnitt befindet sich die beschriebene Spitze mit ihrer lingual abgesetzten Fläche nicht über der Mitte des Zahnzylinders, sondern exzentrisch nach hinten verschoben, so daß die obere Zahnkante nach rückwärts gebogen erscheint. Bei den hintersten Zähnen rückt diese Spitze annähernd zur Zahnmitte. Die Zähne haben eine schneidende Vorder-, Okklusial- und Hinterkante. Bisweilen sind die Zahnspitzen hell gefärbt und transparent. Die Pulpahöhle ist relativ breit. An manchen Zähnen ist ein "iguanider"

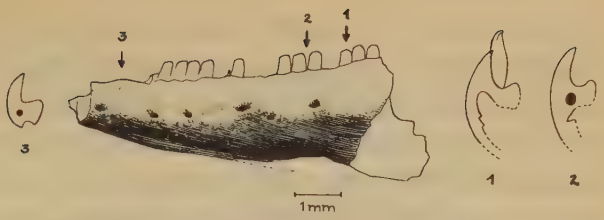


Abb. 7 Gui.A.56, Außenseite des Dentale (Holotyp) von Becklesisaurus hoffstetteri n. sp.
Die Querschnitte (1, 2, 3) zeigen die Bildung eines Canalis alveolaris inferior.

Abb. 8 Gui.A.45, Becklesisaurus hoffstetteri
Die Zahnspitze rückt in der Zahnreihe von hinten in die Mitte eines Zahnes.

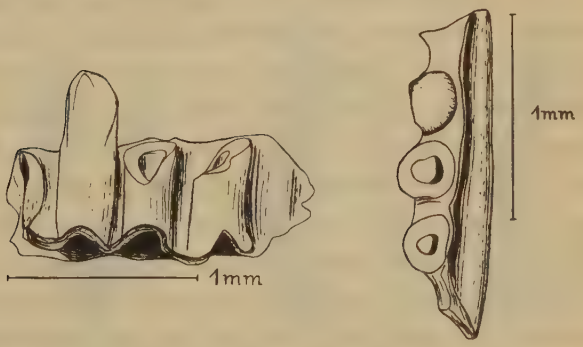


Abb. 9 Gui.GE.7, Kieferfragment von Becklesisaurus hoffstetteri mit einem Zahn, der eine deutliche Schneidekante und eine linguale Spitze besitzt.

Zahnersatzmodus (nach EDMUND, 1960, 1969) mit einer medianen basalen Fossa angedeutet (s. 17. Zahn des Holotyps Gui.A.56). Die Basalforamina liegen in der Mitte der Zahnbasis. Diese Merkmale finden sich ebenfalls bei "Macellodus brodiei" nach HOFFSTETTER, 1967 und Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967. Das Dentale und die Art der Berippung auf der Lingualseite der Zahnkronen haben Ähnlichkeit mit den Verhältnissen beim oberkretazischen Sauriscus cooki ESTES, 1964 und bei einigen Arten der Gattung Eumeces (beide Genera sind Skinke). Sauriscus hat zusätzlich zweispitzige ("bifid") Zähne; dadurch wird er von den anderen bekannten Skinken mit Schmelzrippung unterschieden. Die Beschreibung des Dentale von Sauriscus cooki ESTES, 1964 zeigt gewisse Übereinstimmung mit Becklesisaurus hoffstetteri:

"Posteriorly a deep notch for angular and surangular sets off a slender, pointed, dorsal coronoid process of the dentary, and a ventral angular process. There is the usual row of mental foramina. The Meckelian groove is quite restricted anteriorly, forming only a very shallow ventral groove. Posteriorly it enlarges and the internal mental canal opens under the nineteenth tooth. (- bei Becklesisaurus hoffstetteri Gui.A.56 unter dem 18. Zahn von 24 Zähnen -) The type dentary bears twenty-seven teeth and in the other, somewhat smaller, specimens the number of teeth varies from twenty-three to twenty-five. The teeth are pleurodont, and project about one-fourth of their height above the parapet. The anteriorly broad subdental ridge thins posteriorly and is separated from the teeth by a prominent subdental gutter. The teeth are closely spaced, subcylindric, slightly compressed at the crown, slightly inclined posteriorly"; (S. 118)

der scincomorphe Charakter von Becklesisaurus hoffstetteri wird damit deutlich. An der Basis der pleurodont befestigten Zähne befindet sich eine Knochenleiste des Dentale (Regula subdentalis), die sich nach lingual erstreckt und eine subdentale Rinne bildet (Sulcus subdentalis). Dieser Sulcus subdentalis ist typisch für Scincomorpha (ESTES, 1964; HOFFSTETTER, 1967). Die in der vorderen Dentalehälfte breite Subdentalleiste dünnt hinten aus, um dem Spleniale Platz zu geben. Die lange Suturfläche für das Spleniale deutet auf ein ziemlich weit nach vorn reichendes Spleniale hin, das beim portugiesischen Becklesisaurus-Material nicht überliefert ist. Das Spleniale verschließt zum großen Teil die sogenannte Meckel'sche Rinne unterhalb der Subdentalleiste. Dieser Halbkanal (Semicanalis oder Sulcus primordialis Meckeli) enthält in vivo den Meckel'schen Knorpel und in

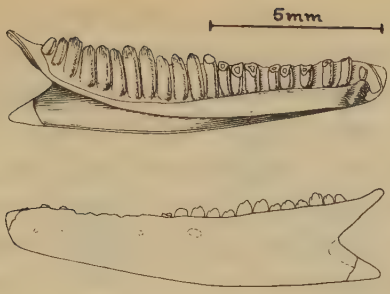


Abb. 10 Sauriscus cooki ESTES, 1964, Lance-Formation, Oberkreide (Scincid), nach R. ESTES, 1964, S. 118.

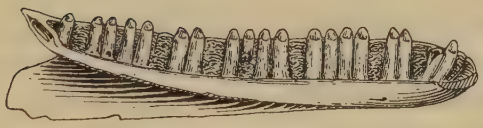


Abb. 11 Eumeces cf. fasciatus, Pleistozän von Florida (Skink), nach W. AUFFENBERG, 1956, S. 165.

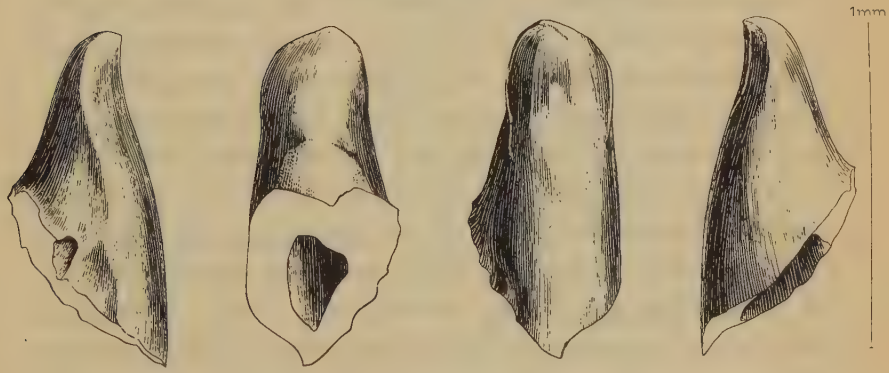


Abb. 12 Gui.A.56, Zahn aus dem Vorderabschnitt des linken Dentale von Becklesisaurus hoffstetteri n. sp. (Holotyp)
v.r.n.l.: Vorderseite; Lingualseite; Buccalseite; Hinterseite.

seinem hinteren verbreiterten Abschnitt außer Blutgefäßen (A. und V. alveolaris inferior) noch den Nervus alveolaris inferior (Hauptast des N. mandibularis, V_3). Der N. alveolaris inf. verläuft unterhalb vom 18. Zahn in einem eigenen Knochenkanal (Canalis alveolaris inferior) und gibt, abgesehen von der Versorgung der Zähne (Plexus dentalis inf.), auf der Außenseite (buccal) des Dentale durch ca. sechs Foramina dento-facialia Hautäste ab (das läßt nach OWEN 1855, S. 123, Schlüsse auf die Beschuppung und Salivareinrichtung der Kiefer zu).

Nach dem Befund an den Guimarota-Scincomorpha und am rezenten Chalcides chalcides, sowie entsprechend den Darstellungen von Saurillus und Pseudosaurillus nach HOFFSTETTER (1967, S. 356-360) haben die Skinke und ihre verwandten Ahnen eine besonders ausgebildete Befestigungsfläche für den Musculus genioglossus am ventralen Vorderabschnitt des Dentale. Der M. genioglossus entspringt an der vorderen Unterkante des Dentale unterhalb der Symphyse und zieht zur Ventralfläche und zu den Seitenteilen der Zunge. Er dient der Bewegung und Protrusion der Zunge (s. ROBISON & TANNER, 1962; WETTSTEIN, 1931, 1932). Becklesisaurus hoffstetteri zeigt eine relativ lange und schmale, eingekerbte Haftfläche für den Genioglossus. Mit welcher Funktion die daraus abzuleitende Beweglichkeit des Mundbodens in Verbindung steht, ist wegen der ungenügend untersuchten physiologischen Anatomie der Lacertilia unbekannt. Die Symphysealregion ist relativ klein und schmal, ein Merkmal, das auch am Dentale Brit. Mus. Nr. R. 8099 zu erkennen ist (das Exemplar rechne ich zum Genus Becklesisaurus HOFFSTETTER, 1967). In der Ausbildung der Hinterregion des Dentale von Becklesisaurus hoffstetteri besteht ein Unterschied zu Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967 und "Macellodus brodiei" nach HOFFSTETTER (1967). Der obere Fortsatz des Dentale gegen das Coronoid, der Processus coronoideus, ragt bei Becklesisaurus hoffstetteri nach dorsal auf, während er bei "Macellodus brodiei" nach HOFFSTETTER (1967) und bei Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967 nur extrem wenig zum Coronoid hin gekrümmt ist. "Macellodus brodiei" nach HOFFSTETTER (1967) unterscheidet sich von Becklesisaurus scincoides HOFFSTETTER, 1967, abgesehen von der Größe, durch die kräftigere Ausbildung des hinteren

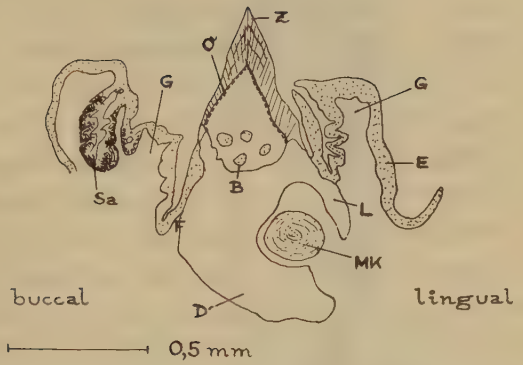


Abb. 13 Querschnitt durch das Dentale eines rezenten Rhynchocephalen-Embryos kurz vor dem Ausschlüpfen (umgezeichnet nach einer Abbildung von HARRISON, 1901 in WETTSTEIN, 1932, S. 172).
B: Blutgefäße (A. u. V. alveolaris inferior); D: Dentale; E: Schleimhautepithel; F: Austrittsstelle von Haut- und Salivarästen des N. alveolaris inf. durch Foramina dento-facialia; hier nicht angeschnitten; G: Gingiva; L: Subdentalleiste; MK: Meckel' scher Knorpel im Sulcus primordialis Meckeli; O: Odontoblastenlage; Sa: Drüsen; Z: Zahn.

ventralen Dentalefortsatzes (= Processus angularis). Wegen der sonstigen Übereinstimmung handelt es sich wahrscheinlich allenfalls um zwei verschiedene Spezies der Gattung Becklesisaurus. Das Coronoid von Becklesisaurus hoffstetteri ist nur in winzigen Knochenresten am Processus coronoideus dentalis des Holotyps Gui.A.56 überliefert; der vordere Fortsatz des Coronoids hat auf der Lingualseite des Dentale eine relativ lange Suturfläche hinterlassen, wie bei den verwandten Purbeck-Formen von Swanage. Als ancestrales Merkmal von anguimorphem Habitus ist der Sulcus primordialis Meckeli vor dem Abgang des N. alveolaris inf. auf der hinteren Innenseite des Dentale sehr breit und großflächig. Er verläuft im Vorderabschnitt des Dentale verschmälert nach ventral außen hinter die Symphyse.

Die hinteren Knochenelemente Angulare und Supraangulare sind an keinem Mandibelfragment von Becklesisaurus hoffstetteri unseres Materials überliefert.

Die Fundanzahl der bestimmbaren größeren Dentalia- und Maxillaria-Fragmente ist gleich (17 : 17). Bei den Dentalia überwiegen die Funde der linken, bei den Maxillaria die der rechten Schädelseite. Die Maxillen von Becklesisaurus hoffstetteri sind leicht an den oben beschriebenen typischen Zähnen zu identifizieren. Durch die Prämaxillarzähne ist die Zahl der Zähne im Oberkiefer gegenüber der des Unterkiefers vermehrt. Das linke Maxillare Gui.GE.14 ist mit einem Bruchstück des dazugehörigen Prämaxillare assoziiert, das kleinere Zähne besitzt. Die nachstehende Aufstellung vermittelt einen Eindruck von der ungefähren Verteilung der Zähne im Ober- und Unterkiefer verschiedener Lazertilier, die der Variation unterworfen ist:

	Prämax.	Maxillare	Dentale
Lacerta lepida	7	21	26
Scincus scincus	2	19/20	20/21
Chalcides chalcides	3	14	16
Becklesisaurus hoffstetteri	4	21/22	23/24
Cordylus giganteus[+)]	7	24	26
Varanus sp.	4	12	13
Iguana iguana	5	26	29
Pachydactylus bibroni[+)]	9	32	32

[+)] Diese Angaben stammen von EDMUND (1969).

Abb. 14 Gui.A.56, Zahn von Becklesisaurus hoffstetteri aus dem mittleren Abschnitt eines linken Dentale (Holotyp).

Abb. 15 Gui.A.41, stereo-scan-Photo eines Zahnes aus dem hinteren Abschnitt eines linken Dentale von Becklesisaurus hoffstetteri.

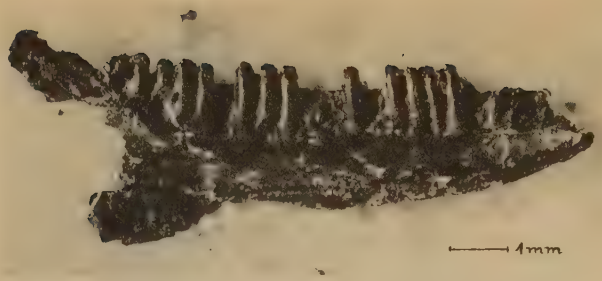


Abb. 16 Gui.A.56, Becklesisaurus hoffstetteri n. sp., linkes Dentale von lingual (Holotyp).

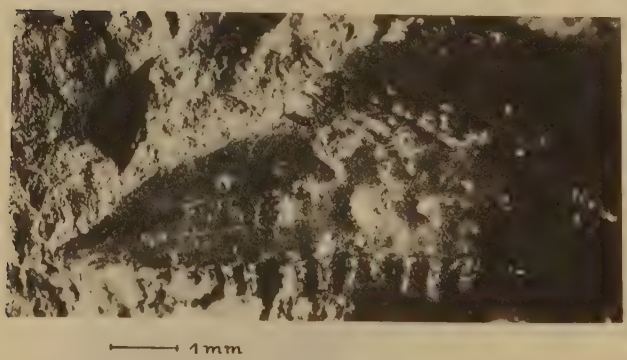


Abb. 17 Gui.L.34, rechtes Maxillarefragment von Becklesisaurus hoffstetteri, Außenseite mit osteodermalem Relief.

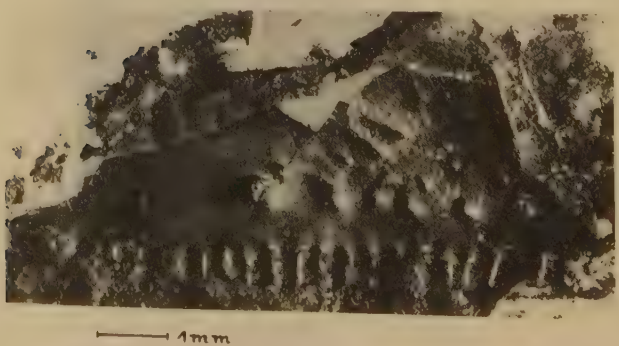


Abb. 18 Gui.L.31, Außenseite eines rechten Maxillare von Becklesisaurus hoffstetteri mit Foramina maxillo-facialia auf glatter Oberfläche.

Nach der Gestalt des Maxillare (s. Gui.GE.14, Gui.L.31 und Gui.L.34; ebenso das rechte Maxillare Brit. Mus. R. 8197 von Swanage) hat Becklesisaurus keine lange Schnauze, sondern vielmehr einen relativ kurzen Gesichtsschädel besessen. Der vordere Teil der Orbita lag über dem Maxillare. Eine spezifische Krümmung des hinteren Maxillarendes zeigt den Ansatz des Jugale an (Gui.L.31 und Gui.L.56). Am Stück Gui.398 ist die Basis der Nasenöffnung zu sehen. Auf der Außenseite des rechten Maxillare Gui.L.34 hat sich die dermale Beschuppung durchgepaust. Diese Knochenornamentierung findet sich auch am Maxillare R. 8197 im British Museum; sie ist von HOFFSTETTER (1967) dargestellt worden. Die Außenseite des Maxillare hat ferner zahlreiche Öffnungen für den Austritt der Rami cutanei des N. alveolaris superior (N. V_2).

Bemerkung.- Das Ornamentrelief auf der Fazialseite der Maxille ist nicht generell vorhanden. Es fehlt z. B. dem Exemplar Gui.L.31, während es am sonst gleich gestalteten Maxillare Gui.L.34 besonders schön ausgebildet ist. Da es das einzige unterschiedliche Merkmal darstellt, kann es wohl als Geschlechts- oder als Rassenmerkmal angesehen werden.

Die funktionelle Beziehung der charakteristischen Zähne von Becklesisaurus hoffstetteri zur Art und Form der Nahrung, die sicher in Zusammenhang mit der Beweglichkeit der Zunge und dem hinten hochgesetzten Coronoid (zum Ansatz von Teilen des Musculus adductor mandibulae) zu bringen sind, ist unklar. Bei Annahme einer partiellen herbivoren Ernährung ist nach OSTROM (1963) zu bedenken:

"Since one of the principal saurian muscles (M. adductor posterior) that must be called into play in generating these mandibular grinding motions has its origin on the reptilian quadrate, effective grinding or mastication, other than a simple vertival chopping by repeated adduction, is precluded in the Squamata where the quadrate is free."

Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855

Aus derselben Schicht des ca. 115 m mächtigen Profils von Durdlestone (= Durlston), Süd-Swanage, in der Macellodus brodiei OWEN 1854 und Säugetierreste gefunden wurden, stammt ein rechtes scincomorphes Dentale der BRODIE-Sammlung, das als Saurillus obtusus von OWEN 1855 beschrieben wurde. Das Stratum trägt nach OWEN im stratigraphischen Führer von AUSTEN die Nummer K. 93; es handelt sich um 30-35 cm mächtige limnische Mergellagen, die von den verschiedenen Autoren als "dirt bed, containing shells", "grey earthy, dirt bed", "marly freshwater shale with selenite, plant remains and vertebrates" oder "Mammalian Beds" des untersten Mittelpurbeck bezeichnet werden. Das "dirt bed, containing shells" ist nicht zu verwechseln mit einer 10 cm Lage an der Basis des Unterpurbeck, die als "dirt bed, carbonaceous clay" in der Literatur bekannt ist (s. OWEN, 1871; SIMPSON, 1928).

Das Typusexemplar besitzt "moderately long, conical, blunt-pointed teeth" (OWEN, 1855), die weder breit noch abgeflacht sind wie bei Macellodus. Die Darstellung der Außenseite des 10 mm langen Dentale zeigt einen spitzwinkeligen, scincomorphen Ausbruch am Hinterende; an dieser Stelle war das Dentale vornehmlich mit dem Supraangulare verbunden. Es sind sechs Foramina dento-facialia vorhanden, d. h. von OWEN (1855) gesehen worden; die vorderen Löcher sind bisweilen mit je einem kleineren assoziiert. Das Stück R. 8130, coll. BECKLES im British Museum stimmt in allen Merkmalen mit dem Typ von OWEN, 1855 aus der BRODIE-Sammlung überein; da die Anzahl der Zähne variiert, ist der Unterschied von 23 Zähnen beim Dentale R. 8130 und mindestens 21 Zähnen beim Holotyp unbedeutend, zumal es sich beim letzteren offenbar um ein kleineres Individuum handelt. Da der Holotyp heute nicht auffindbar ist, kann das Exemplar Brit. Mus. R. 8130 als Neotyp gelten. HOFFSTETTER (1967) hat auf Grund einer vermuteten unterschiedlichen Anzahl der Zähne für R. 8130 eine eigene Art, Saurillus robustidens aufgestellt.

Aus der Grube Guimarota liegt reichhaltiges Material vor, das sich der Form Saurillus obtusus OWEN, 1855 (nicht HOFFSTETTER, 1967) zuordnen läßt.

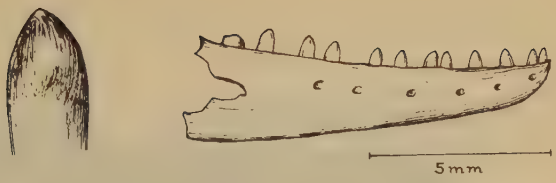


Abb. 19 Saurillus obtusus OWEN, 1855, coll. BRODIE (nach R. OWEN, 1855, S. 123).

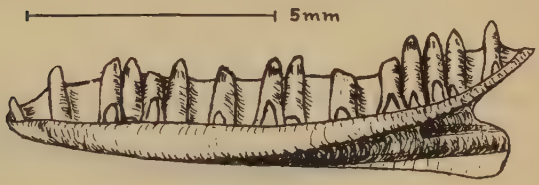


Abb. 20 Brit. Mus. R. 8130, coll. BECKLES, Saurillus robustidens HOFFSTETTER, 1967. Dieses bezahnte rechte Dentale wird als Neotyp für das verschollene Original von Saurillus obtusus OWEN, 1855, coll. BRODIE vorgeschlagen.

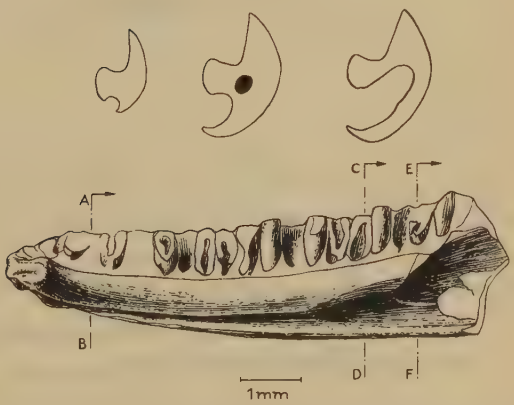


Abb. 21 Gui. 5, rechtes Dentale von Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855 (non HOFFSTETTER, 1967) von lingual. Die Querschnitte zeigen die Bildung eines Canalis alveolaris inferior.

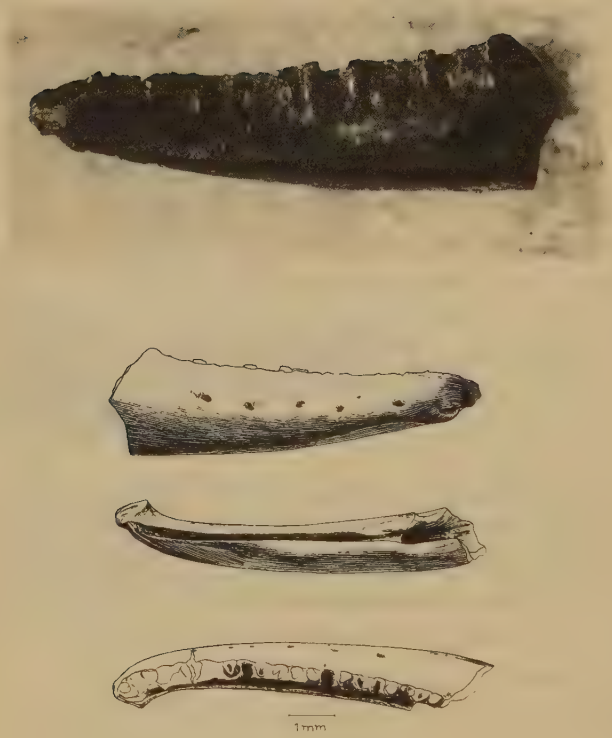


Abb. 22 Gui. 5, Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855
oben: Innenseite eines rechten Dentale;
obere Zeichnung: von außen, im vorderen Abschnitt ist der ventrale Ansatz des M. genioglossus zu erkennen;
Mitte: von ventral, gerader Verlauf der Meckel' schen Rinne;
untere Zeichnung: von dorsal; ein Sulcus subdentalis ist vorhanden.

Material.- 65 z. T. fragmentarische Dentalia (typische Exemplare: Gui.5, Gui.110, Gui.223, Gui.241, Gui.L.29); 2 Maxillarfragmente (Gui.338, Gui.401).

Vorkommen.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- (s. OWEN, 1855, S. 123) Dentalia mit 22-23 konischen, pleurodonten Zähnen, deren Spitzen unauffällig nach hinten und innen gekrümmt sind, und mit einer fast geraden, ziemlich gleich dicken Subdentalleiste, die dorsal nur andeutungsweise eine Subdentalrinne bildet. Unter der Subdentalleiste verläuft ventral ein schmaler Sulcus primordialis (= cartilaginis) Meckeli.

Erörterung.- Unser Exemplar Gui.5 stimmt mit dem von mir vorgeschlagenen Neotyp für Saurillus obtusus OWEN, 1855, der Nummer R. 8130 im British Museum bis in Einzelheiten überein. Das Stück aus der Guimarota, ein rechtes Dentalefragment, ist im ganzen etwas kleiner als R. 8130. Bei beiden Dentalia tritt der N. alveolaris inf. ungefähr unter dem 18. Zahn in einen eigenen Kanal (Canalis alveolaris inf.) ein; die Höhe des Unterkieferknochens an dieser Stelle ist mit 1,85 mm bei Gui.5 und 1,9 mm bei R. 8130 entsprechend. Die Unterkieferhälfte von Gui.5 dürfte 22-23 Zähne getragen haben, das Dentale R. 8130 zeigt den Besitz von 23 Zähnen an. Die z. T. noch vorhandenen Zahnbruchstücke von Gui.5 sind in Knochenrandniveau abgebrochen. Die Zähne stehen dicht und sind säulenförmig, konisch; die überlieferte äußere Zahnoberfläche ist glatt, eine engröhrige Pulpahöhle ist an Zahnquerschnitten erkennbar. Auf der Subdentalleiste zeigt sich unter dem 15. bis 20. Zahn eine Suturfläche für die Anlagerung des Spleniale. Diese Splenialmarke ist an mehreren Guimarota-Exemplaren gut erhalten (Gui.110, Gui.255, Gui.383). Teile der hinteren Mandibelelemente sind an keinem unserer Stücke von Saurillus cf. obtusus überliefert. Am linken Mandibelrest Gui.L.29 ist eine spitzwinkelige, scincomorphe Begrenzung des hinteren Dentaleabschnitts zu sehen. Die Symphysealregion stellt sich als ein ungefähr rechteckiger Wulst mit Oberflächenmorphologie dar, der in synchondraler Verbindung mit seinem Pendant

gestanden haben muß. Der M. genioglossus hat eine Muskelmarke auf der ventralen Außenseite des Vorderabschnitts der Dentalia hinterlassen (bei Gui.5 von 2,1 mm Länge und 0,3 mm maximaler Breite). Als ursprüngliches Merkmal findet sich eine lange, schmale Meckel'sche Rinne (Sulcus primordialis), die ventral bis unter die Symphyse reicht. Ancestral verhält sich auch die Ausbildung des Sulcus subdentalis durch die Subdentalleiste (Regula subdentalis). Das Guimarota-Material von Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855 zeigt eine gewisse Variation von einer erkennbaren Subdentalrinne (Gui.5, Gui.110, Gui.419) bis zur fast rechtwinkelig abgesetzten, breiten Subdentalleiste (Gui.241, Gui.322, Gui.325). Die Dicke der Regula subdentalis variiert ebenfalls in geringem Maße. Der Sulcus subdentalis ist bei den verwandten Vorläufern noch nicht entwickelt; das zeigt ein bisher noch nicht publiziertes, vergleichbares Dentalefragment eines Lazertiliers aus dem Obersten Bajocien, das aus einem Sapropelit des Causse du Larzac bei Nant, Südfrankreich gewonnen werden konnte. An dem mitteljurassischen Fund ist außerdem der bis unter die Symphyse reichende Sulcus primordialis Meckeli zu sehen.

Die beiden Maxillarfragmente Gui.338 und Gui.401 besitzen die für Saurillus typischen Zähne, die konisch, nach OWEN (1855) fast stumpf wirkend, außen konvex und glatt, sowie nach innen und etwas nach hinten gekrümmt sind (s. Vorderende eines rechten Dentale, Gui.223). Beide Bruchstücke lassen sich auf Grund der starken Konkavität für die Nasenöffnung als maxillare Vorderabschnitte identifizieren, die deutliche Ähnlichkeiten mit den Maxillaria R. 8085, R. 8104 und R.8118 aus der BECKLES-Kollektion des British Museum besitzen.

Bemerkung.- Das linke Dentalefragment Gui.376 zeigt im Vorderbereich eine Abnormität, die pathologisch zu werten ist. Das Vorderende des Dentale ist ohne Bruchstelle nach ventral abgeknickt. Da auf der Buccalseite eine Knochenregeneration zu erkennen ist, kann auf eine Verheilung einer Unterkieferverletzung geschlossen werden, was auch die anatomischen Verhältnisse der Lingualseite bestätigen.

Aus der Darstellung von HOFFSTETTER (1967) für die von ihm aufgestellte

Form Paramacellodus oweni läßt sich die Konspezifität mit Saurillus robustidens HOFFSTETTER, 1967 ableiten. Saurillus robustidens R. 8130 ist hier als Neotyp von Saurillus obtusus OWEN, 1855 besprochen worden.

Abb. 23 Gui. 110, linkes Dentale von Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855 mit einer deutlichen Suturfläche für das Spleniale.

Saurillus proraformis n. sp.

Derivatio nominis.- proraformis: gestaltet wie ein Schiffsvorderteil. Die Artbezeichnung bezieht sich auf das bugförmige Aussehen der Dentalia.

Typ-Spezies der Gattung.- Saurillus obtusus OWEN, 1855 (non HOFFSTETTER, 1967).

Holotyp.- Gui.7, ein rechtes Dentale.

Paratypen.- 85 Kieferreste.

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- Relativ kurze, gedrungene Dentalia mit 15 - 16 konischen, pleurodonten Zähnen, die in der Spitzenregion leicht nach hinten und innen gekrümmt sind (Gattungsdiagnose), und mit einer auf der ganzen Innenseite lingual verlaufenden Meckel'schen Rinne.

Erörterung.- Die pleurodonte Bezahnung zeigt engständige, säulenförmige Zähne, die sich zur Spitze kegelförmig verjüngen. Der oberste Zahnabschnitt weist eine buccale Konvexität und eine linguale Konkavität auf, die durch die nach hinten und innen gerichtete Krümmung der Zahnspitzen hervorgerufen wird. Das obere Drittel der Zähne ragt über den Unterkieferrand (Crista dentalis) hinaus; die Pulpahöhle ist relativ weit. Der Eingang des Nervus alveolaris inf. in den inneren Mentalkanal (Canalis alveolaris inf.) befindet sich unter dem 11. und 12. Zahn. Dadurch daß der Nervenkanal erst relativ weit vorn beginnt, ist er in der Mitte des Dentale gelegen; die Foramina dento-facialia, gewöhnlich fünf, sind demgemäß mehr in der Mitte der Außenseite angeordnet. Die Subdentalleiste verjüngt sich von vorn nach hinten. Sie hat eine starke Subdentalrinne (Sulcus subdentalis) ausgeprägt. Es ist eine relativ breite Meckel'sche Rinne auf der ganzen Innenseite des Dentale (latero-lingual) vorhanden. Sie wird vom Spleniale verschlossen (s. Gui.49). Durch ihre Breite und Höhe wirken die Dentalia stets gedrungen. Die Höhe des Dentale am Eingang des Canalis alveolaris inf. beträgt beim ca. 7 mm

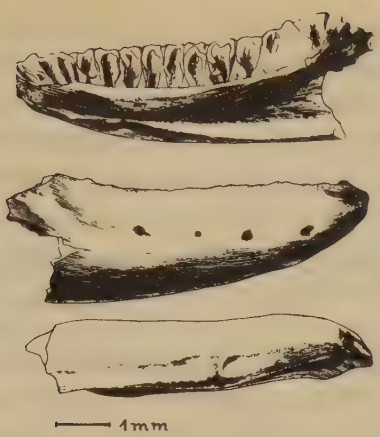


Abb. 24 Gui.7, Saurillus proraformis n. sp. (Holotyp), rechtes Dentale
oben: von lingual, mit hinten breitem Sulcus cartilaginis Meckeli;
Mitte: von buccal; unten: von ventral.

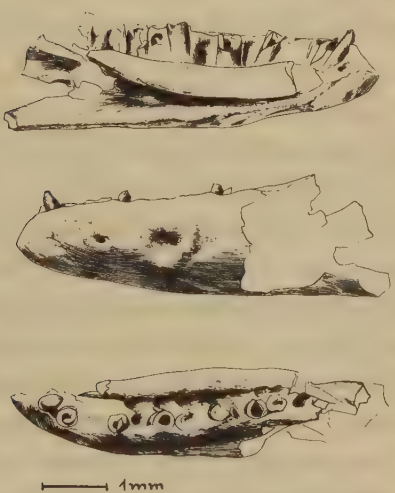


Abb. 25 Gui.10, linkes Dentale von Saurillus proraformis
oben: von lingual, mit Meckel'scher Rinne; Mitte: von buccal;
unten: von dorsal, mit Sulcus subdentalis.

langen Holotyp (Gui.7) 2,1 mm. Das Coronoid hat drei gleichlange Fortsätze (s. Gui.50), einen vorderen zum Dentale, einen hinteren zum Supraangulare und einen dorsalen, den Processus massetericus für den Ansatz des M. adductor mandibulae. Das Supraangulare ist keilförmig in das spitzwinkelige, scincomorphe Hinterende des Dentale eingepaßt. Da die Knochensutur an dieser Stelle bei Gui.49 durch Koossifikation verwischt ist, stammt dieser Kieferrest von einem adulten Tier. Auf der vorderen Außenseite des Supraangulare befindet sich eine Öffnung, die wahrscheinlich dem Austritt eines Astes des Nervus mandibularis (N. V_3) gedient hat. Das Angulare bildet hauptsächlich die ventrale Außenseite der hinteren Mandibelhälfte (s. Gui.49 und Gui.50), während es bei Iguana und Varanus, bei dem es stark reduziert ist, mehr in der ventralen Mittelregion der Mandibel liegt. Im vordersten Ende des Angulare auf der Innenseite der Mandibel findet sich ein Foramen nervi mylohyoidei (ein Ast des N. V_3 zur motorischen Innervation des M. mandibulohyoideus III von ROBISON & TANNER, 1962) unter der Sutur zum Hinterende des Spleniale. Dieses Merkmal ist offenbar plesiomorph (s. HOFFSTETTER, 1967), die übrigen beschriebenen Eigenschaften sind charakteristisch für Scincomorpha.

Es ist eine relativ lange, schmale, ovale Fossa Meckeli zur Aufnahme des Nervus mandibularis auf der Innenseite der Mandibel vorhanden. Die Fossa Meckeli wird vom Supraangulare und Goniale-Articulare gebildet. Das Goniale (= Präarticulare nach WILLISTON), der 7. Unterkieferknochen, scheint - als ursprüngliches Merkmal - an dem Exemplar Gui.50 noch nicht mit dem Articulare verwachsen zu sein. Dieses Goniale zeichnet sich durch eine flächenhafte starke Rauhigkeit auf der ventralen hinteren Innenseite aus, die durch den Ansatz eines kräftigen Musculus pterygomandibularis hervorgerufen worden ist (s. WETTSTEIN, 1931; ROBISON & TANNER, 1962). Aus der relativ großen Länge und Breite der Muskelansatzfläche kann man nach WETTSTEIN (1931) auf eine starke Kau- und Zerkleinerungstätigkeit und damit auf den Verzehr konsistenter Nahrungsmittel schließen.

Der Processus retro-articularis ist an den Exemplaren Gui.49 und Gui.50 bruchstückhaft überliefert. Er ist nur wenig nach ventral geneigt und

besitzt auf der Dorsalseite eine ausgeprägte Fossa retro-articularis, vor der sich die Fovea articularis für die Gelenkung mit dem Condylus mandibularis des Quadratums befindet. Im Innern der Fossa retro-articularis sind zwei auseinanderliegende kleine Foramina vorhanden, eine dritte Öffnung für einen Kanal liegt außerhalb an der hinteren Innenfläche des Processus retro-articularis.

Das Verhältnis der bestimmbaren rechten und linken Mandibelfragmente ist ungefähr gleich (34 rechte : 32 linke).

Die Maxillaria von Saurillus proraformis sind leicht auf Grund der Morphologie und der relativ geringen Anzahl ihrer Zähne zu identifizieren (s. Gui.A.75). Es ist eine relativ lange Suturfläche für das Jugale vorhanden. Aus der weit nach vorn reichenden hinteren Konkavität des Maxillare (s. Gui.335, Gui.A.75 und Gui.A.87) läßt sich eine über der hinteren Hälfte des Maxillare liegende Orbita und schließlich eine kurze Schnauze ableiten, was die gedrungenen Dentalia schon angezeigt haben.

Bemerkung.- Über der Fossa Meckeli läuft im Supraangulare ein Nervenkanal (für den SIEBENROCK'schen Nerv nach HOFFSTETTER (1967), ein Ast des N. V_3), der auf die vordere Außenseite des Supraangulare mündet. Das Foramen antero-externum supraangulare findet sich in der hinteren Verlängerung vom keilförmigen Vorderende des Supraangulare. Es ist in dieser Position nach den beschriebenen anatomischen Verhältnissen nur von Scincidae und Gerrhosauridae bekannt. Vergleichbares zeigt noch Xantusia riversiana.

Im Unterschied zu den Gerrhosauriden ragt bei Saurillus proraformis das Spleniale mit keinem Fortsatz zum Coronoid auf, der bei Gerrhosaurus die Vorderseite des Processus dentalis vom Coronoid zurückdrängt, sondern das Spleniale paßt sich blattförmig in den Sulcus primordialis (= cartilaginis) Meckeli ein, so daß sich der Processus dentalis mit breiter Unterkante anlagern kann, wie bei Scinciden und Lacertiden. Während bei Gerrhosaurus der Processus supraangularis des Coronoids bis an die Fossa Meckeli und an das Goniale (Präarticulare) reicht, ist er bei Saurillus proraformis nicht verlängert, sondern etwa gleich lang wie der Processus dentalis. Das verhält sich ebenso bei den Scincidae.

Bei Cordyliden ist der Processus retro-articularis abgesetzt und stark nach ventral gebogen, dagegen bei Saurillus proraformis nur wenig nach unten geneigt. Ein weiterer Unterschied besteht in der Ausbildung des Spleniale, das bei Cordylidae bis auf die Außenseite der Mandibel reicht, bei Saurillus nicht. Saurillus proraformis ist durch die Entwicklung eines starken Sulcus subdentalis und das Fehlen eines langen vierten Coronoidfortsatzes zur Außenseite des Dentale deutlich von den Lacertoiden zu unterscheiden. Die Gattung Saurillus stellt einen ancestralen Vertreter der Scincidae dar.

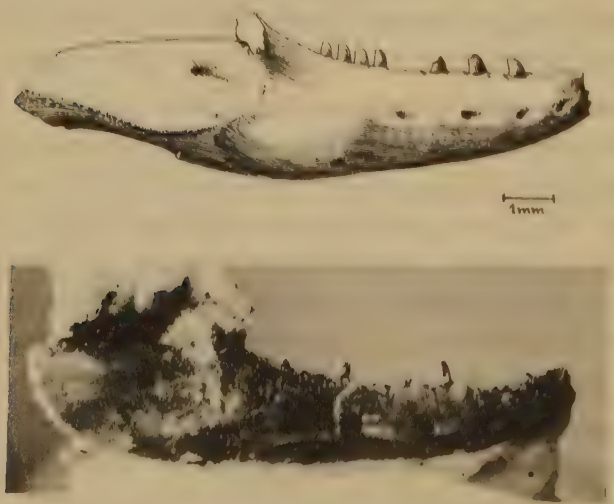


Abb. 26 Gui.49, rechtes Unterkieferfragment von Saurillus proraformis. Das Dentale ist mit dem Supraangulare koossifiziert, das spitzwinkelig in das Hinterende des Dentale greift. Auf dem Supraangulare ist das Foramen antero-externum zu sehen (Austritt des SIEBENROCK'schen Nervs nach HOFFSTETTER, 1967).

Saurillus henkeli n. sp.

Eine engverwandte Form von Saurillus proraformis zeichnet sich durch spezifische Proportionsunterschiede des Unterkiefers aus. Das Dentale ist ziemlich gerade gestreckt und zeigt keine Bugform.

Derivatio nominis.- henkeli: nach Dr. Siegfried Henkel, Akad. Rat am Lehrstuhl für Paläontologie der F. U. Berlin, der die Bergung der Guimarota-Wirbeltierfauna durchgeführt hat.

Typ-Spezies der Gattung.- Saurillus obtusus OWEN, 1855 (non HOFFSTETTER, 1967).

Holotyp.- Gui.6, ein linkes Dentale mit Spleniale und Rest des Coronoidfortsatzes.

Paratypen.- 20 Kieferreste; ein postcranialer unvollständiger Skelettrest in mangelhafter Erhaltung (Gui.L.30).

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- Gerade gestreckte, schlanke Dentalia mit ca. 15 konischen, pleurodonten Zähnen, die mit einer leichten Krümmung nach hinten und innen zu zwei Fünftel ihrer Länge über den Knochenrand (Crista dentalis) ragen, und mit einem langgestreckten Spleniale, das eine ziemlich schmale Meckel'sche Furche verdeckt.

Erörterung.- Die Mandibel von Saurillus henkeli zeigt große Ähnlichkeit mit der des rezenten Chalcides chalcides. Die Unterkante des schlanken Dentale verläuft annähernd gerade, wie es vom subterrestrisch lebenden Skink Chalcides bekannt ist, dessen Schädel zum Wühlen abgeflacht ist (s. HAAS, 1936). Die geradlinig verlaufende Subdentalleiste verschmälert sich stark von vorn nach hinten; sie bildet einen deutlichen Sulcus subdentalis. Der hintere Fortsatz des Coronoids zum Supraangulare besitzt einen kräftigen, nach medial gerichteten Grat (Gui.28). Der Hinterabschnitt der Mandibel ist schlank und zeigt innen zwischen Supraangulare und Gonio-Articulare eine lange, rinnenartige Fossa Meckeli wie

Chalcides, Scelotes, Chamaesaura und Pseudocordylus; aber im Gegensatz zu den Cordyliden ist der Processus retro-artcularis von Saurillus henkeli nicht abgesetzt nach ventral abgeknickt. Die Ansatzfläche für den M. pterygomandibularis auf der ventralen Innenseite des Gonio-Articulare ist weniger ausgeprägt (Gui.28) als bei Saurillus proraformis.

Die Maxillaria sind relativ zart gebaut (Gui.292, Gui.L.27, Gui.L.173). Die Austrittsöffnungen für die Rami cutanei des N. alveolaris superior (N. V_2) liegen dicht über der Crista maxillaris geradlinig auf der Außenseite der Maxille angeordnet und sind offenbar auf diese Reihe beschränkt. Dieser Habitus findet sich bei Pseudosaurillus becklesi HOFFSTETTER, 1967 und "Saurillus obtusus" nach HOFFSTETTER (1967), non OWEN, 1855, sowie beim rezenten Chalcides chalcides. Aus den Begrenzungen der Maxillaria läßt sich ein nach den kurzen Dentalia zu erwartender kurzer Gesichtsschädel ableiten. Das Stück Gui.254 stellt ein linkes Prämaxillarfragment dar, an dem die Paarigkeit der Prämaxillaria erkannt werden kann. Das Prämaxillare trägt vier Zähne. Auch darin zeigt sich die Ähnlichkeit mit Chalcides (paarige Prämaxillen mit je 3-4 Zähnen).

Die Schädelmorphologie mit dem geraden, schlanken Unterkiefer weist auf einen wühlenden Skink hin.

Der postcraniale Skelettrest Gui.L.30 zeigt im Vergleich mit dem Skelett von Chalcides chalcides und Chalcides guentheri die zu erwartenden morphologischen Eigenschaften. Die Gliedmaßen sind in der Reduktion begriffen, wie aus dem verkürzten Femur zu ersehen ist. Zum Halt der Wirbelsäule bei zusätzlicher schlängelnder Bewegung ist eine Zygosphen-Zygantrum-Bildung an den Wirbeln vorhanden. Es sind siebzehn Wirbel mit Rippen, ein Femur, eine Tibia assoziiert mit einer Fibula deutlich zu erkennen. Mit großer Wahrscheinlichkeit gehört der Rest Gui.L.215 (eine fragliche Ulna mit einem in der Nachbarschaft liegenden Metacarpale IV) zu Gui.L.30. In diesem Falle ist es wegen der Reduktion der Extremitäten nicht ausgeschlossen, daß es sich bei Gui.L.215 um einen Unterschenkelknochen und ein Metatarsale IV handelt. Die Knochenfarbe der Kieferreste von Saurillus henkeli stimmt mit der von den Skelettresten Gui.L.30 und Gui.L.215 überein (s. Kapitel über die Vorderextremität,

Metacarpus).

Bemerkung.- Da sich "Saurillus obtusus" nach HOFFSTETTER (1967), non OWEN, 1855 und Pseudosaurillus becklesi HOFFSTETTER, 1967 gesichert nur in der Größe unterscheiden, ist bis auf weiteres zumindest eine kongenerische Verwandtschaft anzunehmen. Die Kieferreste dieser Swanage-Formen zeichnen sich durch zahlreich vorhandene, schlanke, konische Zähne aus (ca. 30 pleurodonte Zähne auf dem Dentale).

Abb. 27 Gui.6, Saurillus henkeli n. sp., Holotyp
Linkes Dentale mit Spleniale und Processus dentalis des Coronoids.

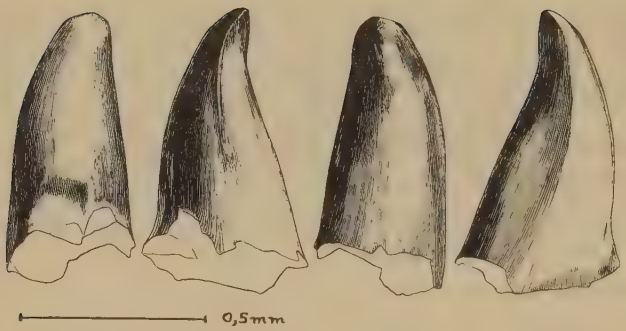


Abb. 28 Gui.6 (Holotyp), Zahn von Saurillus henkeli n. sp. v.l.n.r.: von buccal, von hinten, von lingual, von vorn.

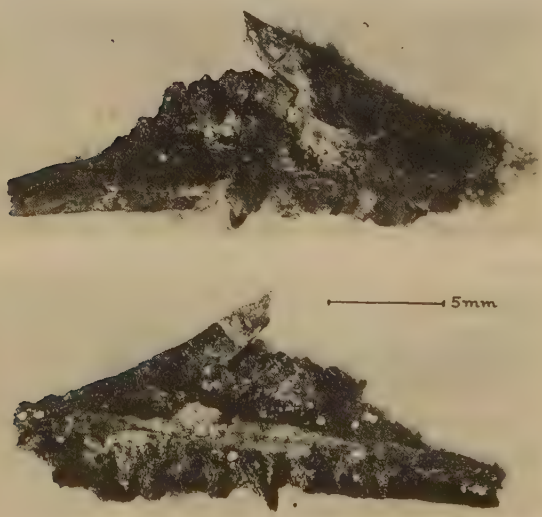


Abb. 29 Gui. 37, Lisboasaurus estesi n. g. n. sp. (Holotyp) rechtes Maxillare
oben: von außen; unten: von lingual; der in der Mitte erhaltene Zahn zeigt eine gefurchte, sockelartige Basis (die Pleurodontie ist ersichtlich).

Lisboasaurus estesi n. g. n. sp.

HOFFSTETTER (1967) beschreibt aus dem untersten Mittelpurbeck von Swanage eine anguimorphe Lazertiliergattung, Dorsetisaurus purbeckensis, die sich durch den Besitz von lanzett- oder mitraförmigen Zähnen auszeichnet.

"La couronne, revêtue d'un émail très brillant, est comprimée, avec des bords tranchants convergeant en une pointe légèrement déjetée vers l'arrière. On observe une certaine hétérodontie: les dents antérieures sont plus élancées, les postérieures plus larges et moins aigues. Ces dents sont creuses, et, de ce fait, leur partie comprimée est souvent écrasée lors de la fossilisation." (HOFFSTETTER, 1967).

Derivatio nominis.- Lisboasaurus: dieser Lazertilier ist nach der Hauptstadt von Portugal benannt, in Anlehnung an die geographische Ableitung des Namens Dorsetisaurus HOFFSTETTER, 1967, mit dem die neue Gattung verwandt ist; estesi: nach dem Paläoherpetologen Dr. Richard Estes, der bei seinem Besuch in Berlin im Juli 1967 als erster die Verwandtschaft des vorliegenden Guimarota-Genus mit der südenglischen Form Dorsetisaurus HOFFSTETTER, 1967 erkannt hat.

Typ-Spezies.- Lisboasaurus estesi.

Holotyp.- Gui.37, ein rechtes Maxillare.

Paratypen.- Gui.89 (ein bezahntes Kieferfragment); Gui.L.136 (acht isolierte Zähne); Gui.L.33 und Gui.L.177 (zwei schlecht erhaltene, verdrückte Skelettreste, die wahrscheinlich zusammengehören).

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Genus-Diagnose.- Lisboasaurus besitzt mitraförmige Zähne mit einer wurzelähnlichen Zahnbasis ("mosasauroid"), mit einer lingualen Zahnspitze und mit einem besonderen Schmelzglanz.

Spezies-Diagnose.- Die Art ist charakterisiert durch labio-lingual abgeplattete, glatte Zähne, deren bauchig abgesetzte Basis lingual in der Mitte durch eine Rinne eingeschnürt wird, die sich auf die untere linguale Zahnhälfte

überträgt. Das Maxillare besitzt einen relativ langen präfrontalen und einen noch längeren, breiten jugalen Fortsatz, zwischen denen sich eine nach vorn verlagerte Aussparung für das Präfrontale befindet, sowie mindestens 15 Zähne, von denen der erste offenbar sehr stark vergrößert ist.

Erörterung.- Der außergewöhnliche Bezahnungsmodus von Lisboasaurus zeigt Ähnlichkeit mit dem der unterkretazischen Aigialosauriden und der oberkretazischen Mosasauriden. Der Aigialosauride mit dem bestbekannten Gebiß ist Opetiosaurus bucchichi KORNHUBER, 1901 aus der Unteren Kreide von Lesina, Dalmatien; darüber schreibt KORNHUBER (1901):

"Jede Zahnkrone ist nämlich von einem Sockel, d. i. von einem knöchernen Säulchen oder einer Stütze, von durchschnittlich 5 mm Höhe, getragen, dem sie, genau abgegrenzt und von einer zarten, wallartigen Erhöhung umgeben, aufsitzt. Der Sockel ist cylindrisch und endet, nach oben sich etwas verschmälernd, stumpf conisch mit der kreisförmigen Ansatzstelle des Krönchens. Die Seite des Sockels ist schwach gestreift, in der Mitte mit einer deutlichen, rinnig vertieften Längsfurche versehen, die fast den vierten Theil von der Sockelbreite einnimmt. Die Zahnkronen haben durchschnittlich 2 mm Durchmesser an ihrer Basis und über 3 mm Höhe; sie sind mit ihrer kegelförmigen Spitze etwas nach hinten gekrümmt und von einem glänzenden, bräunlichen Schmelze überzogen, der keine Zähnelung, sondern nur eine schwache Streifung erkennen läßt ... Die beschriebenen Sockel sind dem Kieferrande aufgewachsen und scheinen etwas in die Unterlage eingesenkt zu sein."

Von den Aigialosauriden sind vermutlich die großen, aquatischen Mosasauriden abzuleiten, deren Zähne sekundär subthekodont befestigt sind (s. McDOWELL & BOGERT, 1954). Eine Konvergenzerscheinung zu Mosasauriden in der Kieferkonstruktion und deren Bezahnung findet sich bei den bezahnten Vögeln Hesperornithiformes aus der Oberen Kreide von Nord-Amerika (s. MARSH, 1880; KORNHUBER, 1901; GREGORY, 1951, 1952). Die Unterkiefer von Ichthyornis MARSH, 1873 sind von GREGORY (1952) als Kieferreste eines kleinen Mosasauriers emendiert worden. Die Adaptation an die aquatische, piscivore Lebensweise von Mosasauridae und Hesperornithiformes hat zur konvergenten Evolution der opportunen gleichartigen phänotypischen Eigenschaften geführt. KORNHUBER (1901) überträgt den von CUVIER für Mosasauridae beschriebenen Zahnaufbau auf die Aigialosauridae. Danach sind die Sockel der Zähne nur im

Wachstumsstadium hohl, sie füllen sich bis zur völligen Solidität. Die Zähne sind am Kiefer zuerst bindegewebig befestigt, dann durch Verknöcherung mittels einer dem Cementum dentis ähnlichen, knochenartigen Substanz mit dem Kiefer verschmolzen. Im Gegensatz zu den Mammaliérzähnen haben die "mosasauroiden" Zähne keine mit Zement bekleidete Wurzel aus Dentin. Um Irrtümer auszuschließen, ist für die eigenartige Basis "mosasauroider" Zähne nicht der Ausdruck "Zahnwurzel", sondern besser "Sockel" zu verwenden.

Von Lisboasaurus estesi aus der Guimarota fanden sich keine geworfenen, soliden Zähne mit resorbierter Basis. Der Befestigungsmodus am Kiefer ist trotz des speziellen Zahnsockels noch pleurodont (Gui.37, Gui.89). Die Basis der Zähne von Lisboasaurus estesi besitzt wie bei Opetiosaurus eine Längsfurche, die sich bei unserer Form lingual auf die untere Zahnhälfte fortsetzt. Dadurch hat es auf der Lingualseite den Anschein, als säße der Zahn auf einem Doppelsockel. Die leeren Zahnfächer zeigen eine deutliche Konkavität wie bei Dorsetisaurus purbeckensis HOFFSTETTER, 1967. Die Beschreibung der Bezahnung von Dorsetisaurus entspricht im großen und ganzen der von Lisboasaurus; bei Dorsetisaurus ist anstelle der Sonderentwicklung eines Zahnsockels mit einer medianen Längsrinne eine erweiterte Zahnbasis vorhanden, die ein mediales Foramen trägt, das die Basis gefurcht erscheinen läßt. Nach den verwandten Beziehungen im Zahnbau handelt es sich bei Dorsetisaurus offenbar um einen Nachkommen einer Form, von der Lisboasaurus abzuleiten ist. Dorsetisaurus hat ein anders gestaltetes Maxillare als Lisboasaurus estesi, der anstelle einer vorderen nasalen Konkavität eine ziemlich gerade gestreckte dorsale Knochenkante wie Varanus sp. und manche Amphisbaeniden besitzt. In der Heterodontie und der Verbindung zum Präfrontale zeigt sich eine Beziehung zu den Verhältnissen beim Amphisbaeniden Rhineura hatcherii BAUR, 1893, Oligozän.

Der verdrückte Skelettrest Gui.L.177 zeigt ein unpaares in sich verdrehtes (diagenetisch), fragmentäres Frontale, ein breites Parietalefragment, ein frei bewegliches, breites Quadratum, ein kräftiges Pterygoid, schlecht erhaltene Mandibel-, procoele Wirbel- und Rippenbruchstücke. Der kräftige

procoele Wirbelkörper (s. Gui.L.177) besitzt einen relativ großen Kondylus, sowie seitlich einen ovalen Ansatzkopf für eine unicipitale Rippe. Der Habitus ist deutlich anguimorph. Im hinteren Wirbelbereich ragt die kräftige Spina dorsalis ruderblattartig nach dorsal (Gui.L.33).

Bemerkung.- HOFFSTETTER (1967) hat für Dorsetisaurus eine neue anguimorphe Familie, die Dorsetisauridae, aufgestellt, die er den Anguoidea zuordnet; er hebt aber selbst eine überwiegend nicht-anguide Merkmalsausprägung hervor (S. 364 u. 369). Auf Grund des Zahnbaues und der Form des Maxillare kann Lisboasaurus zu den Varanoidea gerechnet werden; seine Verwandtschaft mit Dorsetisaurus liegt in der charakteristischen Zahnmorphologie begründet.

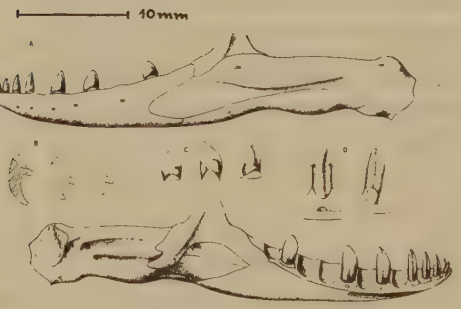


Abb. 30 Dorsetisaurus purbeckensis HOFFSTETTER 1967, Oberster Jura von Swanage (nach R. HOFFSTETTER, 1967, S. 365).

Lisboasaurus mitracostatus n. sp.

Derivatio nominis.- mitra: Mützenform; costatus: berippt; der Artname bezieht sich auf die Mitragestalt der Zähne mit einer lingualen Schmelzrippung.

Typ-Spezies der Gattung.- Lisboasaurus estesi.

Holotyp.- Gui.34, ein linkes Dentalefragment.

Paratypen.- Gui.18, Gui.24, Gui.L.233
Gui.A.15, Gui.L.67, Gui.L.68, Gui.L.69.

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Diagnose.- Die Kiefer haben mitraförmige, auf Sockeln sitzende pleurodonte Zähne mit einer lingualen Zahnspitze, die durch mediane Schmelzrippen verstärkt und von einigen lateralen begleitet wird. Die Außenseite des Kieferknochens ist mit zahlreichen Foramina und kurzen, schmalen Längsriefen versehen.

Erörterung.- Das Fundmaterial von Lisboasaurus mitracostatus besteht aus einigen kleinen Kieferbruchstücken und isolierten Zähnen, die eine Heterogenität aufweisen. Die geworfenen soliden Zähne haben keine Sockel; sie sind daher relativ kurz und meist ziemlich breit. Die linguale Spitze dieser Zähne ist dorsal herausgehoben und häufig etwas nach hinten versetzt, so daß die Zugehörigkeit zur entsprechenden Kieferseite erkennbar ist (die Herkunft von einer Mandibel oder einer Maxille als bekannt vorausgesetzt). Die bezahnten Kieferreste unterscheiden sich zum Teil deutlich in der Zahnbreite und Stärke der Schmelzrippung, so daß zwei Subspezies angenommen werden dürfen.

Bemerkung.- Nach der unterschiedlichen Ausbildung der Mitragestalt der Zähne und ihrer Schmelzrugosität werden zwei Unterarten aufgestellt: Lisboasaurus mitracostatus mitracostatus und Lisboasaurus mitracostatus lacinianus. Die neuen Unterarten unterscheiden sich von Lisboasaurus estesi durch den Besitz einer Zahnschmelzrippung. Lisboasaurus estesi hat glatte

Zähne und eine Sockelfurche. Bei allen drei Formen sind die Zähne labiolingual abgeplattet.

Lisboasaurus mitracostatus mitracostatus n. ssp.$_A$

Derivatio nominis.- wie Nominat-Spezies.

Holotyp.- Gui.34

Paratypen.- Gui.A.15 (ein Kieferrest mit einem Zahn),
Gui.L.67, Gui.L.68, Gui.L.69 (isolierte Zähne).

Stratum typicum und Locus typicus.- s. Nominat-Spezies.

Diagnose.- Breite, terminal gerundete Zähne mit einer herausgehobenen lingualen Spitze und mehreren longitudinalen Schmelzrippen, die bisweilen schwach ausgebildet auch im oberen Zahnabschnitt der Buccalseite vorhanden sein können; die vordere und hintere Seite eines Zahnes (d. i. in der Kieferachse) ist im oberen Bereich scharfkantig.

Erörterung.- Die Riefenstruktur auf der Außenseite des Kieferknochens von Gui.A.15 ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Oberflächensquamation des Tieres zurückzuführen. Auf der Innenseite der Kiefer sind deutliche Zahnfächer vorhanden.

Bemerkung.- Die Zahnmorphologie von Lisboasaurus mitracostatus zeigt gewisse Verwandtschaft mit Macellodus brodiei OWEN, 1854, der aber mit seinen spatenförmigen Zähnen, die besonders angeordnete Schmelzrippen besitzen, Unterschiede aufweist.

Lisboasaurus mitracostatus lacinianus n. ssp.$_B$

Derivatio nominis.- lacinianus: zipfelartig, in Bezug auf die Zahnform.

Holotyp.- Gui.24, ein rechtes Maxillarfragment.

Paratypen.- Gui.18 (ein Kieferbruchstück mit drei Zähnen),
Gui.L.233 (isolierte Zähne).

Stratum typicum und Locus typicus.- s. Lisboasaurus mitracostatus n. sp.

Diagnose.- Lanzettförmige Zähne mit hervorgehobener lingualer Spitze, die berippt ist; wegen der schmalen zugespitzten Gestalt der Zähne ist die Schmelzrugosität auf die mediale Rippenbildung beschränkt.

Erörterung.- Der Kieferrest Gui.24 zeigt in einer Alveole einen kleinen nachfolgenden Ersatzzahn: "The replacement tooth develops distolingually to the crown of its predecessor on the surface of the bone near the alveolar margin. This area of bone and the base of the tooth become deeply resorbed, and the replacement migrates into a cavity in the base where it grows to a large size before the loss of the old crown." (EDMUND, 1969 über "mosasauroide" Zähne). Der alte Zahn über dem Ersatzzahn ist am Stück Gui.24 der größte seinesgleichen und deutlich gegenüber den anderen zum Gebrauch besonders herausgehoben. Da unter den anderen überlieferten Zähnen keine Reservezähne vorhanden sind, kann man einen wellenförmigen Zahnersatz vermuten.

Bemerkung.- Unter einer Pleurodontie der Zähne von Lisboasaurus ist hier die Position des schmelzbezogenen Zahnabschnittes im Kiefer zu verstehen. Die Basis der Zähne von Lisboasaurus mitracostatus scheint subthekodont befestigt zu sein.

Bei Dorsetisaurus purbeckensis HOFFSTETTER, 1967 ist keine Riefung der Außenseite der Kiefer zu sehen wie bei Lisboasaurus mitracostatus; dieser wahrscheinlich auf die Beschuppung des Körpers zurückzuführende Unterschied wird in der Herpetologie als Merkmal zur Artentrennung benutzt. Eine gleichartige Riefung der buccalen Kieferseite tritt bei Cteniogenys reedi n. sp. aus der Guimarota auf.

Als anguimorphe Merkmale sind im allgemeinen herauszustellen:
a) die Solidität der Zähne im ausgewachsenen Zustand, indem die hohle Basis weitgehend gefüllt wird;
b) das Fehlen einer knöchernen Überdachung des oberen Schläfenfensters;
c) das Fehlen einer Subdentalrinne und eines inneren Mentalforamens für den Nervus alveolaris inferior, der nach ESTES (1964) durch eine Knochenscheide (Septum intramandibulare) vom Meckel'schen Knorpel getrennt im Sulcus primordialis verläuft;

d) die Fusion von Schädeldachknochen, unpaares Parietale, verschmolzene Frontalia und Prämaxillaria. Der Sulcus cartilaginis (primordialis) Meckeli ist bei Anguimorpha im vorderen Abschnitt des Dentale nach ventral verlegt und in dieser Region offen (nicht vom Spleniale bedeckt).

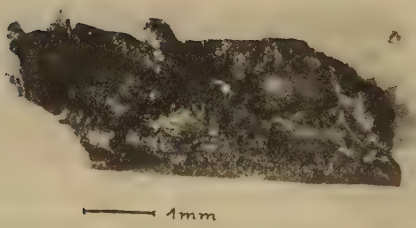


Abb. 31 Gui. 34, Lisboasaurus mitracostatus mitracostatus n. sp. n. ssp. A' Holotyp, linkes Dentalefragment.

Abb. 32 Gui.24, Lisbosaurus mitracostatus lacinianus n.ssp$_B$ Holotyp, rechtes Maxillarefragment von außen; der Knochenteil mit den Zähnen ist weggebrochen. Die Zähne haben einen Sockel, der in den Kiefer eingelassen ist. Der Zahn selbst sitzt pleurodont am Kieferknochen. Die obere linguale Zahnhälfte ist berippt und besitzt eine linguale Spitze.

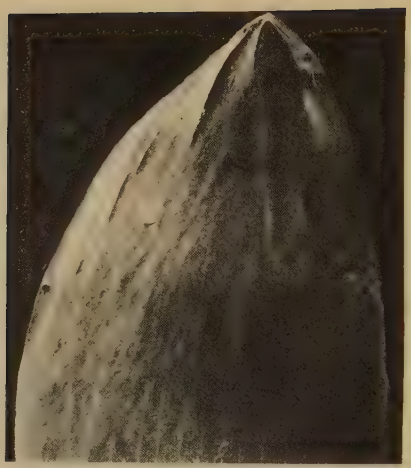


Abb. 33 Gui. 18, Zahn von lingual Lisboasaurus mitracostatus lacinianus (stereo-scan-Photo).

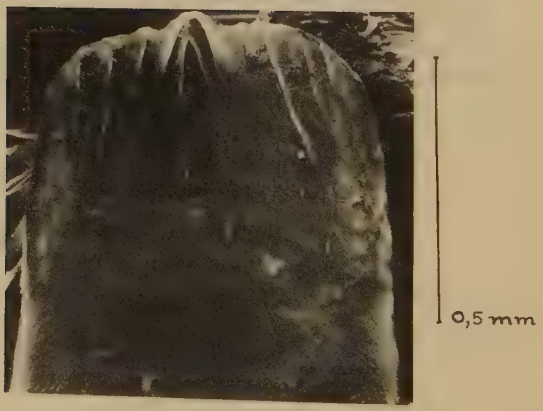


Abb. 34 Gui. L. 69, Zahn von lingual Lisboasaurus mitracostatus mitracostatus (stereo-scan-Photo).

Introrsisaurus pollicidens n. g. n. sp.

Derivatio nominis.- introrsus: einwärts gewandt; pollex, pollicis: Daumen; dens: Zahn; die Namengebung bezieht sich auf die Morphologie der Zähne, die wie ein von der Nagelseite betrachteter Daumen nach lingual gebogen sind.

Typ-Spezies.- Introrsisaurus pollicidens (monotypische Gattung).

Holotyp.- Gui.A.73 (drei isolierte Zähne).

Paratyp.- Gui.L.232 (ein Kieferbruchstück mit einem an der Spitze abgebrochenen Zahn).

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Genus-Diagnose.- Pleurodont befestigte Zähne mit einer wenig verbreiterten Krone, die nach lingual gebogen ist; sie sieht einem Fingerende ähnlich.

Spezies-Diagnose.- Die labio-lingual abgeplattete Zahnkrone ist buccal konvex, auf der Lingualseite zeigt sie eine basi-occlusial verlaufende mediane Erhabenheit; dadurch sind die zugespitzten Seiten des Zahnes deutlich abgesetzt.

Erörterung.- Im Guimarota-Fundgut finden sich nur die Stücke Gui.A.73 und Gui.L.232. Das Kieferbruchstück Gui.L.232 ist hellbraun, ein Foramen dento-faciale ist erhalten. Zahnfächer sind offenbar nicht vorhanden. Der Zahn von Gui.L.232 ist rotbraun gefärbt, während die Zähne Gui.A.73 auf Grund stärkerer chemischer Umsetzung dunkel sind. Auf der lingualen Oberfläche der Zähne ist eine feine Streifung sichtbar. Die Zähne scheinen schief implantiert und leicht nach hinten gekrümmt zu sein.

Bemerkung.- Die Aussagemöglichkeit über Introrsisaurus pollicidens ist wegen seiner mangelhaften Überlieferung beschränkt. Die Beschreibung der Zähne von Coniosaurus crassidens OWEN, 1851 (id. Coniasaurus) aus der Oberen Kreide von Europa durch OWEN (1851) und NOPCSA (1908)

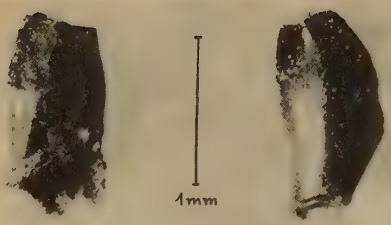


Abb. 35 Gui.A.73, Introrsisaurus pollicidens n. g. n. sp.
links: Zahn von buccal, mit Kontaktfläche der Basis zur pleurodonten Befestigung am Dentale;
rechts: Zahn von lingual, nach innen gebogen mit einer medianen Erhabenheit.

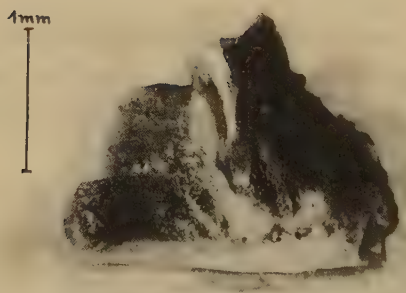


Abb. 36 Gui.L.232, Introrsisaurus pollicidens Pleurodonter, nach hinten gerichteter Zahn, dessen Spitze abgebrochen ist (vermutlich ein linkes Dentalefragment).

zeigt eine gewisse Übereinstimmung mit Introrsisaurus pollicidens.

"Die Zähne sind dem Kiefer pleurodont aufgesetzt und unterscheiden sich durch den Mangel eines Sockels von den Zähnen der Aigialosauriden oder Mosasauriden. Sie sind an ihrer Basis kontrahiert und genau so dem Kieferknochen aufgesetzt, wie man dies bei den hinteren stumpfen Zähnen von Varanus niloticus antrifft. Die poröse kanaldurchzogene Knochensubstanz ist bei beiden Formen ebenfalls die gleiche ... Die vorderen, stumpfkonischen, im Querschnitt runden Zähne zeigen in ihrer Mitte bloß eine kleine Aufblähung und an ihrem Vorderteile einen markiert vorspringenden Flügel, der jedoch nicht bis an die Krone heranreicht und an den weiter hinten gelegenen Zähnen an Größe zunimmt." (NOPCSA, 1908, S. 57 u. 58).

Die systematische Stellung von Coniosaurus ist unsicher; die Form wird zu den Dolichosauriden oder den Aigialosauriden gestellt (von KUHN (1963) zu den Iguania).

In unserer Betrachtung können wir annehmen, daß es sich bei Introrsisaurus pollicidens vermutlich um einen verwandten Vorläufer von Coniosaurus handelt.

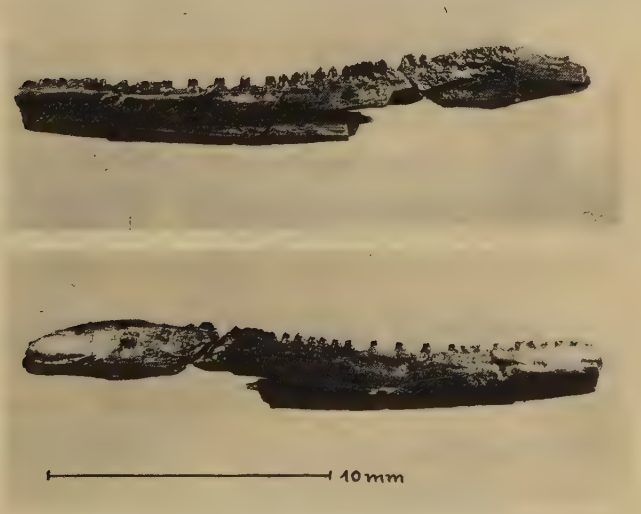


Abb. 37 Gui. 51, rechtes Unterkieferfragment von Cteniogenys reedi n. sp.

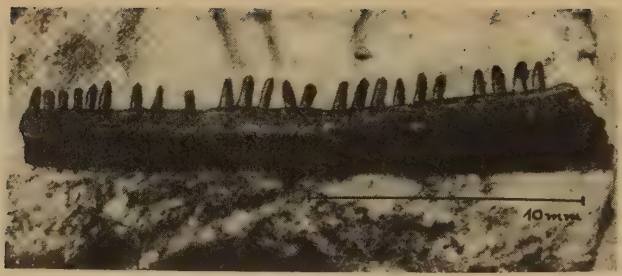


Abb. 38 Cteniogenys antiquus GILMORE, 1928 (Holotyp) No. 6134 U.S. Nat. Mus., linkes Dentalefragment (nach C. W. GILMORE, 1928, Taf. 20).

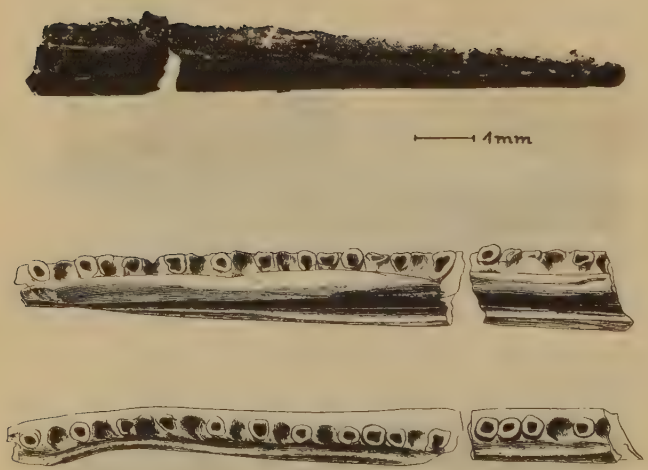


Abb. 39 Gui.A.33, Cteniogenys reedi n. sp. (Holotyp) rechtes Dentale
oben: Außenseite mit einer Riefung (durch den Austritt der Hautäste des N. alveolaris inferior;
Mitte: Lingualseite mit Subdentalleiste und Meckel' scher Rinne;
unten: von dorsal.

Cteniogenys reedi n. sp.

Daß die ancestralen Lazertiliertypen in jeder Hinsicht unspezialisiert organisiert seien, ist nicht der Fall bei Kuehneosaurus ROBINSON, 1962 und Kuehneosuchus ROBINSON, 1967, beide aus dem Oberen Keuper von England und Icarosaurus COLBERT, 1966 aus der Oberen Trias von Nord-Amerika. Die Wirbelsäule und Rippen dieser Formen sind ähnlich wie bei der rezenten Flugeidechse Draco (ein Agamid) zum Gleiten ausgebildet. Daß unsere Kenntnis über mesozoische Kleinreptilien gegenwärtig noch verhältnismäßig gering ist, beruht zum großen Teil auf der Tatsache, daß die bekannten jurassischen und kretazischen Ablagerungen meist marin sind. Im Hinblick auf den hohen Spezialisationsgrad der "fliegenden" Eidechsen der Obertrias ist zu erwarten, daß durch weitere paläontologische Funde eine Vielfalt von frühen Lazertilierspezialisierungen offenbar wird. Diese Äußerungen von ROMER (1966) haben sich mit der Präsenz der Guimarota-Lacertilia bewahrheitet.

Aus dem "mammal layer" der oberjurassischen Morrison-Formation von "Quarry No. 9" Como Bluff, Albany County, Wyoming sind neun Exemplare eines Lazertiliers incertae sedis bekannt geworden. GILMORE stellte 1909 diesen Typ zum ersten Male mit einem Dentalefragment vor (U. S. National Museum, Catalogue No. 6134), das er 1928 als Geno- und Spezies-Typ für Cteniogenys antiquus wählte. Die anderen neun Exemplare von "Quarry No. 9", die sich im Yale Museum befinden, wurden schon 1879, 1881 und 1882 von W. H. REED gefunden und erst durch GILMORE (1928) als Cteniogenys identifiziert.

Cteniogenys antiquus GILMORE, 1928 ist durch zehn Unterkieferknochen belegt, die zahlreiche Zähne besitzen. In der Kohlengrube Guimarota findet sich dasselbe Genus, allerdings als eine andere Art mit zahlreichen Kieferfragmenten wieder.

Typ-Spezies der Gattung.- Cteniogenys antiquus (No. 6134 im U. S. Nat. Mus., coll. MARSH-party, ferner ein nominierter Paratyp No. 1068 und acht weitere Exemplare im Yale Museum, coll. REED).

Genus-Diagnose.- (s. GILMORE, 1928, S. 162-164, Taf. 20). Sehr lange und schlanke Unterkiefer mit über 35 Zähnen, die pleurothekodont, zylindrisch-konisch, hohl sind. Die äußere Oberfläche der Kiefer ist dorsoventral konvex und mit einer von Foramina ausgehenden Riefung parallel zur Crista dentalis versehen.

Bemerkung.- Auf dem Dentalefragment des Typs waren 1909 noch 25 Zähne erhalten, auf Grund der Brüchigkeit des Handstücks waren es 1928 nur noch 24.

Derivatio nominis der neuen Art aus der Grube Guimarota.- reedi: nach W. H. REED, dessen Aufsammlung von neun Cteniogenys-Exemplaren in "Quarry No. 9" (Wyoming) zur Klärung der Form beigetragen hat.

Holotyp.- Gui.A.33, ein rechtes Dentale.

Paratypen.- 130 Kieferbruchstücke.

Stratum typicum und Locus typicus.- Horizont FA_{11} des Guimarota-Komplexes nach HELMDACH (1968), Kimmeridge s. str., Grube Guimarota bei Leiria, Mittelportugal.

Spezies-Diagnose.- Langgestreckte Kiefer mit ca. 40 kegelförmigen Zähnen, die eine charakteristische Schmelzrippenbildung auf der Lingualseite der oberen Zahnhälfte besitzen; es sind wie bei Kuehneosaurus ROBINSON, 1962 aus dem Oberen Keuper von Emborough Quarry, England (s. Dentale P.L.R. 53) meist sieben Striae vorhanden, von denen die beiden lateralen außen subparallel zur Zahnform in der Zahnspitze zu einer lingualen Schneide zusammenlaufen.

Differentialdiagnose.- Es besteht weitgehende Übereinstimmung der Dentalia und Maxillaria von Kuehneosaurus ROBINSON, 1962 mit denen von Cteniogenys reedi. Im Unterschied zu Cteniogenys dünnt bei Kuehneosaurus die Subdentalleiste im hinteren Dentaleabschnitt weiter vorn und stärker nach hinten aus, dadurch scheint das Supraangulare weiter nach vorn zu reichen. Cteniogenys antiquus GILMORE, 1928 zeigt am nominierten Paratyp eine linealartige Subdentalleiste, die im Gegensatz zu Kuehneosaurus und Cteniogenys reedi über die ganze Länge gleichmäßig relativ hoch ist.

Als weiteren Unterschied zu diesen beiden Formen hat Cteniogenys antiquus nach GILMORE (1928) Zähne "with the crowns slightly compressed transversly".

Erörterung.- ROBINSON (1962) hat die erste verbindliche Beschreibung von obertriassischen "gliding lizards" an Hand von Material aus Kluftfüllungen des Emborough quarry und Batscombe quarry bei Bristol geliefert und zwei Arten aufgestellt: aus Emborough Kuehneosaurus latus und aus Batscombe Kuehneosaurus latissimus, die sich nur in der Größe und in der Länge der Rippen unterscheiden.

Zur gleichen Zeit wurde ein Gleitlazertilier aus der Oberen Trias von New Jersey entdeckt, der von COLBERT (1966) als Icarosaurus siefkeri veröffentlicht wurde. Dieser Skelettfund unterscheidet sich bis auf eine größere Länge der vorderen Dorsalrippen kaum von Kuehneosaurus ROBINSON, 1962.

Der Unterschied in der Rippenausbildung hat ROBINSON, 1967 zur Aufstellung der neuen Gattung Kuehneosuchus veranlaßt, die mit der Art Kuehneosaurus latissimus ROBINSON, 1962 identisch ist. Die monotypische Art Kuehneosuchus latissimus hat Rippen mit ventraler Kurvatur wie Icarosaurus siefkeri COLBERT 1966, die Rippen von Kuehneosaurus latus sollen keine ventrale Krümmung zeigen.

Der Guimarota-Lazertilier Cteniogenys reedi stimmt im Kieferbau mit den obertriassischen "gliding lizards" im Wesentlichen überein. Die Anatomie der pleurothekodonten Zähne ist gleich, ebenso die Anzahl (ca. 40). Die Dentalia besitzen eine lange Subdentalleiste und eine linguale Meckel'sche Rinne, die im vordersten Abschnitt nach ventral verläuft. Ihre Bedeckung vom Spleniale ist durch eine Suturfläche auf der Subdentalleiste angezeigt (bei Kuehneosaurus besonders weit vorn im mittleren Bereich des Dentale wegen der Ausdünnung der Subdentalleiste). Die Symphyse von Kuehneosaurus und Cteniogenys (schon von GILMORE, 1928 bemerkt) ist schwach und unbedeutend ausgebildet; die beiden Hemimandibeln treffen mit einer glatten Endfläche aufeinander (in knorpelig-ligamentöser Verbindung). Die Meckel'sche Rinne bildet auf der Innenseite der Symphyse

einen nach oben gerichteten Spalt. Auffällig ist das Fehlen eines Coronoids bei Kuehneosaurus; bei Cteniogenys reedi scheint nach den Verhältnissen am Exemplar Gui. 51 ebenfalls kein Coronoid vorhanden zu sein. Die hintere Hälfte der Mandibel kann demnach nicht verkürzt sein, da der Ansatz des M. adductor mandibularis flächig erfolgt (s. im Gegensatz dazu Ophryoessa superciliosa, ein langschnauziger Iguanide). Das langgestreckte Maxillare macht eine große und nach vorn verlagerte Orbita deutlich. Dadurch wirkt der Gesichtsschädel relativ kurz. Die Maxillaria ragen nur im vordersten Abschnitt nach dorsal auf (s. Gui. 286, Gui. L. 234). Sie zeigen Öffnungen für den Durchtritt der parasympathischen sekretorischen Nervenfasern aus dem N. V_2, die durch das Os lacrimale zur Tränendrüse ziehen. Auf der Außenseite befinden sich Foramina maxillo-facialia. Als Besonderheit zeigt die Innenseite des rechten Maxillare Gui. L. 234 im Vorderteil eine Konkavität und darüber eine feine Längsfächerung, die vermutlich mit einer nach medial verlagerten Nasenöffnung im Zusammenhang steht. Bei Cteniogenys reedi scheint die Nasenöffnung mehr zwischen die Prämaxillaria gedrückt zu sein (s. Gui. 345); sie ist offenbar wie bei Kuehneosaurus unpaar.

Die paarigen Parietalknochen des Guimarota-Materials dürfen wohl nach den adäquaten Verhältnissen bei Kuehneosaurus zu Cteniogenys reedi gerechnet werden.

Die Wirbel der Kuehneosauridae sind amphicoel. Das Guimarota-Fundgut hat keinen Beweis für eine Amphicoelie von Cteniogenys geliefert, da keine assoziierten Exemplare dieser Form vorliegen.

Bemerkung.- Frau Dr. Pamela L. Robinson gilt mein besonderer Dank für die Übersendung von Vergleichsmaterial und unveröffentlichten Zeichnungen von Kuehneosaurus.

Die Länge der Kiefer, die geradlinige Meckel'sche Rinne im Dentale, die Uniformität und Befestigungsart der Zähne, die schwache Symphysenausbildung und die Paarigkeit der Schädelknochen sind Hinweise auf die eolacertiforme Natur von Cteniogenys. Nach einem Meinungsaustausch mit Frau Dr. Robinson, die wegen der besonderen Wirbelsäulenbildung und des großen Altersunterschiedes gegenüber Cteniogenys für die obertriassischen "gliding

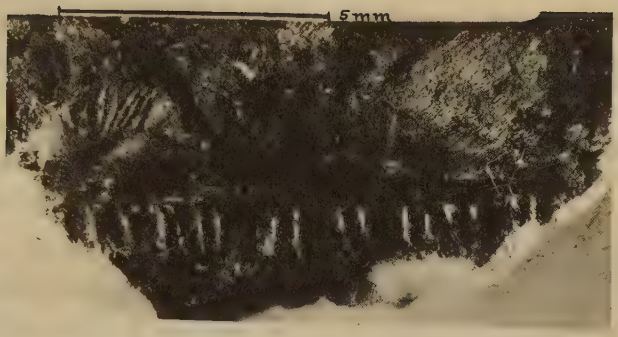


Abb. 40 Gui. L. 234, rechtes Maxillare von Cteniogenys reedi n. sp.

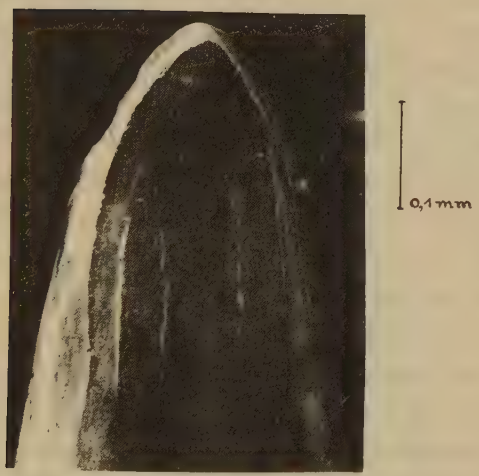


Abb. 41 Gui. 380, Zahn von lingual Cteniogenys reedi n. sp. (stereo-scan-Photo).

lizards" eine separate Familie annimmt, schlage ich als neue Familie für unspezialisierte Eolacertilia den Namen Cteniogenyidae vor.

Das beschriebene Lazertiliermaterial aus der Grube Guimarota verteilt sich wahrscheinlich auf folgende systematische Einheiten:

Infraordo.- Eolacertilia

Cteniogenyidae n. fam.

Cteniogenys reedi n. sp.

Infraordo.- Scincomorpha

Scincidae

Becklesisaurus hoffstetteri n. sp.
Saurillus cf. obtusus OWEN, 1855
Saurillus proraformis n. sp.
Saurillus henkeli n. sp.

Infraordo.- Anguimorpha

Dorsetisauridae HOFFSTETTER, 1967

Lisboasaurus estesi n. g. n. sp.
Lisboasaurus mitracostatus n. sp.

Dolichosauridae

?Introrsisaurus pollicidens n. g. n. sp.

Lacertilia incertae sedis.-

Macellodus cf. brodiei OWEN, 1854.

D Die Knochen des Hinterschädels

1) Os parietale

a) Gui.82, Gui.L.14: Paarige Parietalia, relativ lange Processus parietales, medial nach innen gebogene Vorderränder. Das Pinealforamen lag vermutlich zwischen den Frontalia und Parietalia. Das Anzeichen eines zentralen Parietalforamens auf einer Parietalhälfte von Gui.82 ist wahrscheinlich beim Bruch des Knochens als Artefakt zustandegekommen. Die Paarigkeit weist auf eine Zugehörigkeit zu den Guimarota-Eolacertilia.

b) Gui.170, Gui.L.22, Gui.L.25, Gui.L.42, Gui.L.52, Gui.L.53: Relativ dicke unpaare Parietalia, die robust und gedrungen wirken. Durch kräftige vordere Seitenstege ist die Tiefe der Schädelhöhlung im Parietale betont. Auf der dorsalen Außenseite ist ein besonderes Oberflächenmuster ausgebildet, das von Scincidae und Lacertidae bekannt ist. Die Felderung (durch osteodermale Bildungen hervorgerufen) gleicht der von Lacerta lepida, ähnlich ist auch die von Chalcides chalcides. Ein kleines zentrales Parietalforamen ist vorhanden. Die unregelmäßigen Seitenränder des Parietale weisen auf die sekundäre Anlagerung von Hautknochen hin, die das obere Schläfenfenster verschließen (ein scincomorphes Verhalten). Am äußeren Hinterende der Processus parietales ist eine Kerbe für die Anheftung des Kaudalendes vom Squamosum vorhanden; das deutet auf eine Hockeyschlägerform der Squamosa. Die Innenseite zeigt langgestreckte schmale Eindrücke von den Kleinhirnhemisphären. Im hinteren Bereich zweigt auf jeder Seite von den inneren Seitenrändern ein kurzer Steg nach medial ab; er dient der Verbindung mit dem Processus anterior des Tectum synoticum (BARROWS & SMITH, 1947). Die beiden Stege laufen am Hinterende des Parietale zu einem medianen Wulst zusammen, der für die Verbindung mit einem dorsalen Supraoccipitalfortsatz gekerbt ist. Entsprechendes ist von McDOWELL & BOGERT (1954) an Cordylidae festgestellt worden. Bei Lacertidae ist homolog ein sagittaler Grat ausgebildet, der ein Foramen für den Knorpelrest des Processus ascendens tecti synotici einschließt (s. HAAS, 1936). Bei manchen Scincidae findet sich nur dieses Foramen, aber in sehr ausgeprägter Form.

c) Gui.75, Gui.L.28, Gui.L.43, Gui.L.141, Gui.GE.12: Unpaare Parietalia mit geraden Außenkanten, die nach kaudal leicht konvergieren. Die dorsale Oberfläche ist fast glatt, es ist ein nur sehr schwaches Muster angedeutet (Gui.GE.12). Ein mittleres Parietalforamen ist deutlich ausgebildet. An der queren Kaudalkante des Parietale befindet sich ein medialer Fortsatz, der durch zwei laterale Einbuchtungen hervorgehoben wird; hier ist die Verbindungsstelle mit dem Supraoccipitale. Auf der Innenseite des Hinterendes ist eine nach kaudal offene Fossa zu sehen, die nach HAAS (1936) teilweise vom Knorpelrest des Processus ascendens tecti synotici ausgefüllt wird, der kaudal in das Supraoccipitale übergeht (s. Gui.L.43 und Gui.GE.12). Diese Verhältnisse finden sich innerhalb der Familie Scincidae.

d) Gui.L.23, Gui.L.40, Gui.L.41, Gui.GE.9: Unpaare relativ breite Parietalia mit einem deutlichen Oberflächenmuster, das aber keine klare Felderung zeigt. Ein zentrales Parietalforamen ist vorhanden. Die Innenseite zeigt ein besonders ausgebildetes Relief. Für die Verbindung mit dem Supraoccipitale sind nur schwache Marken angedeutet.

e) Gui.L.44: Ein unpaares Parietale mit glatter Oberfläche und gerader, hoher Außenkante. Auf der Innenseite ist ein kaudaler, medianer Sulcus für die Anlagerung eines supraoccipitalen Fortsatzes vorhanden. Vor dieser Furche liegt auf einer leichten Erhabenheit ein nach kaudal gerichtetes Foramen.

f) Gui.191: Das unpaare Parietale zeigt auf der Innenseite eine starke Konkavität zur Umschließung des Gehirns. Die Seiten konvergieren nach vorn. Als Besonderheit ist an der queren Vorderkante eine halbkreisförmige Aussparung von beträchtlicher Größe für das Pinealorgan vorhanden. Am Hinterende des Parietale befindet sich ein relativ breiter sanfter Sulcus. Die kaudalen Processus parietales sind nach den Seiten ausgestreckt. Vermutlich gehört dieses Parietale zu einem anguimorphen Taxon der Guimarota.

2) Ossa frontalia

Die Frontalia sind im Guimarota-Material sehr zahlreich als paarige Elemente vertreten. Das Stück Gui.GE.3 ist das einzige fusionierte Os frontale; es ist sehr lang und zeigt laterale Randwülste zur dorsalen Begrenzung der Orbitae und eine narbige Oberfläche. Die paarige Anlage ist deutlich zu sehen. Die Frontalehälfte Gui.L.104 gehört vermutlich zu einer verwandten Form von Gui.GE.3.

Die Mehrzahl der Frontaliabruchstücke zeigt eine granulös gemusterte Oberfläche und auf der vorderen Innenseite einen lateralen kurzen und breiten Fortsatz (s. Gui.L.36), der nach medial innen gerichtet ist (nach HAAS (1936): zur Umgreifung des Telencephalon). Die kaudalen Enden sind zur Verbindung mit dem vorn gerundeten Parietale konkav geformt.

Einige Exemplare sind sehr lang (Gui.GE.30) und haben einen längeren ventralen Seitenwulst, der nach vorn in den absteigenden Fortsatz übergeht. Verschiedene Frontaliahälften besitzen ebenfalls einen langen lateralen Wulst, der aber nach medial konkav gebogen ist (Gui.171, Gui.L.111).

Die Stücke Gui.L.235 zeichnen sich durch eine oberflächliche querverlaufende Rinne (nach vorn konvex) im hinteren Abschnitt des Frontale aus, wie bei Lacerta lepida. Von dieser Stelle an verbreitert sich die Frontalehälfte nach kaudal zum Parietale. Außer bei Lacertidae tritt diese Felderung noch bei Cordylidae (incl. Gerrhosauridae) und beim Anguiden Diploglossus auf; bei diesen Lazertiliern verläuft die Rinne aber in anderer Weise. Es finden sich auch einige Frontaliafragmente (Gui.L.237) mit glatter Oberfläche und langem, wenig eingekrümmten lateralen Wulst.

3) Os jugale

Das Jugale ist mit 30 winkelstückartigen Exemplaren überliefert, die ausnahmslos die für Lazertilier charakteristische völlige Reduktion des unteren Temporalbogens zeigen.

Am Stück Gui.193 (ein linkes Jugalefragment) deutet sich ein winziger zum Quadratum gerichteter Fortsatz an, der von der ancestralen quadratojugalen

Verbindung bei den Lazertiliervorläufern Zeugnis ablegt. Das gleiche zeigen in geringerem Maße die Jugalia Gui.L.125, Gui.L.143, Gui.L.239.

Der nach vorn gerichtete Processus maxillaris ist unterschiedlich entwickelt; bei Gui.L.125 dünnt er in kurzem Verlauf gegen das Maxillare aus, während er bei Gui.143 und Gui.L.239 ziemlich lang und weniger breit ist. Die äußere Seite des Processus maxillaris jugalis zeigt bei der Mehrzahl der Jugalia eine lineare Anordnung mehrerer Foramina; die Exemplare Gui.107 und Gui.193 haben keine.

Auf der Innenseite im Winkel des Jugale ist im Zusammenhang mit dem hervorgehobenen Orbitalrand ein Sulcus ausgebildet. Er fehlt beim Exemplar Gui.193.

Die Zusammenschau der differenten Jugaliaformen läßt auf fünf Taxa schließen.

4) Squamosum, Quadratum und Articulare

Die Squamosa Gui.94, Gui.149 und Gui.L.240 sind wegen ihrer gewinkelten Form leicht mit den Jugalia zu verwechseln; im Gegensatz zum Jugale haben diese Knochen ein kurzes hinteres, gerundetes Gelenkende zur Artikulation mit dem Quadratum und am medialen Vorderende eine Anheftungsmarke für das Postorbitale.

Aus den zahlreichen Quadratumfragmenten ist die freie Beweglichkeit (Streptostylie) dieser Knochen zu entnehmen. Die unteren Enden sind entsprechend für eine sattelartige Gelenkung mit dem Articulare des Unterkiefers ausgebildet. Auch die Beweglichkeit zum Pterygoid ist durch eine Markierung überliefert (s. Gui.53).

Es sind 46 Gelenkstücke vom Articulare überliefert, an denen zum Teil der Kanal für den Nervus auriculo-temporalis (N. V_3) von der Außenseite in die Fossa Meckeli zu sehen ist. Der Processus retro-articularis zeigt keine Abwinkelung nach unten.

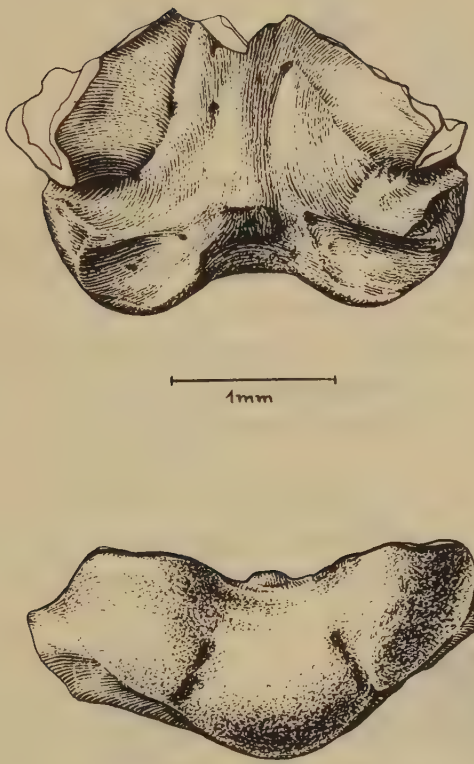


Abb. 42 Gui. L. 130, Basioccipitale
oben: von dorsal, mit den abgebrochenen Ansätzen der Exoccipitalia;
unten: von atlanto-axial, Condylus occipitalis.

Abb. 43 Gui. L. 149, Supraoccipitale
oben: von postero-dorsal, in der Mitte oben der Processus ascendens;
unten: von cerebral.

5) Ossa occipitalia

Das Os supraoccipitale bildet das Hinterhauptsdach und stützt zugleich das Os parietale. Aus der Guimarota liegt ein typisches Lazertilier-Supraoccipitale vor, Gui.L.149. Es zeigt auf der Oberseite einen medialen Grat, der sich nach vorn in den Processus ascendens des Supraoccipitale fortsetzt. Die Gestalt der Seitenfortsätze weist auf die Verbindung mit dem Posttemporalbogen (d. h. mit dem Processus paroticus des Os exoccipitale) und auf das Vorhandensein eines querovalen Posttemporalfensters.

Das Basioccipitale Gui.L.130 zeigt einen dreiteiligen Condylus occipitalis und an den oberen Seiten die bruchhaften Ansätze der aufsteigenden Exoccipitalia. Am Palavitpräparat Gui.L.126 ist ein Teil der Capsula sphenoccipitalis zu sehen. Der Condylus occipitalis dieses Exemplares ist nicht gegliedert; er ist relativ klein und halbkugelig. Das supraoccipitale Dach ist auf Grund der starken Verformung des Stückes abgebrochen. Der Processus paroticus (oder paroccipitalis nach EL-TOUBI, 1938) des Exoccipitale scheint nach den Seiten geradegestreckt gewesen zu sein. Ein sphenoidaler Fortsatz vom Basioccipitale ist erhalten. Die anatomischen Verhältnisse sind am besten mit denen der Scincidae zu vergleichen.

6) Os pterygoideum

Das Pterygoid ist mit über 50 Fragmenten im Guimarota-Material vertreten, die - soweit erhalten - bezahnt sind. Die Pterygoidea scheinen sich relativ lang nach hinten erstreckt zu haben, wie aus den Exemplaren Gui. L.89 und Gui.L.202 hervorgeht. In Höhe des Coronoids bei Okklusion der Kiefer zweigt ein Fortsatz des Pterygoids zur Verbindung mit dem Ectopterygoid (oder Os transversum nach HAAS, 1936 und VERSLUYS, 1936) nach außen ab. An dieser Gabelungsstelle des Pterygoids in einen Processus ectopterygoidalis und einen Processus palatinus mit Zähnchen gibt es einige Formenunterschiede, die in der Dicke, der Breite und der Zähnchendichte bestehen und auf die Existenz von vier Taxa schließen lassen.

E Die Wirbelsäule

Aus der Entwicklungsgeschichte wissen wir, daß sich das Achsenskelett der Wirbeltiere aus zwei Komponenten verschiedener Keimblattherkunft zusammensetzt: der entodermalen Chorda dorsalis und dem mesodermalen Perichordalskelett.

Die Genese der perichordalen Wirbelkörper ist von eminenter Bedeutung für das Verständnis von Besonderheiten im Achsenskelett bei den einzelnen Wirbeltiergruppen.

Die Segmentierung des Mesoderms in Somiten veranlaßt die Metameren zur funktionsmorphologischen Differenzierung. Einheiten des embryonalen Bindegewebes (Mesenchym), aus denen die Wirbel gebildet werden, heißen Sklerotome. Aus den wiederum intrasegmental geteilten Sklerotomen entwickeln sich die Wirbel in der Weise, daß sich die Hälften zweier Sklerotome vereinigen.

Die Mesenchymabschnitte für die Achsenskelettmuskulatur, die Myotome, bleiben primär segmentiert, und die Muskelelemente stehen alternierend zu den Wirbelelementen. Die gegeneinander versetzte Position von Skelett- und Muskelelementen gewährleistet die Befestigung der letzteren.

Die Teilstücke, aus denen sich die Wirbel zusammensetzen, werden als Bogenelemente (= Arkualia) bezeichnet. Sie lassen noch den doppelten Ursprung eines Wirbels aus Teilen zweier Segmente erkennen. Außer den Bogenstücken - (dorsales kraniales Arkualiapaar = Interdorsalia; ventrales kraniales Arkualiapaar = Interventralia oder Centrum s. str. (der funktionell die Chorda dorsalis ersetzende Wirbelkörper an sich wird von vielen Autoren ebenfalls als Zentrum oder Centrum vertebrale bezeichnet); dorsales kaudales Arkualiapaar = Basidorsalia oder Neuralbogen; ventrales kaudales Arkualiapaar = Basiventralia oder Hämalbogen) - ist noch chordazentrales Perichordalgewebe ontogenetisch an der Wirbelkörperbildung beteiligt.

Der perichordale untere Halbring (= Hypozentrum oder Interzentrum) jedes Achsensegmentes schließt an die Basiventralia. Dem perichordalen oberen

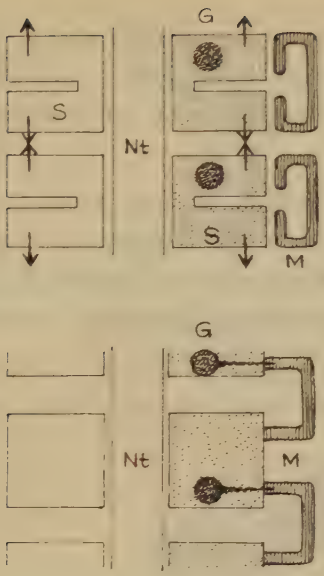


Abb. 44 Schema der Mesodermsegmantierung in Somiten bei Amniota

G: Spinalganglion
M: Myotom
Nt: Notochord
S: Sklerotom

(umgezeichnet nach E.S.GOODRICH, 1930, fig. 62)

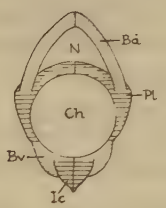
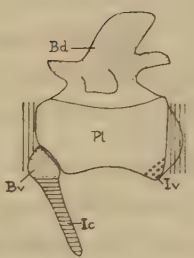


Abb. 45 Beteiligung der Grundkomponenten eines Wirbelkörpers im Quer- und Längsschnitt eines Amniotenwirbels (schematisch)

Bd: Basidorsale
Bv: Basiventrale
Ch: Chorda dorsalis
Ic: Intercentrum
Iv: Interventrale
N: Neuralrohr
Pl: Pleurozentrum

(umgezeichnet nach GOODRICH, 1930, fig. 75 E und REMANE, 1936, Abb. 12)



Halbring (= Pleurozentrum) liegen die Basidorsalia auf, die sich damit als Neurozentrum vom Wirbelkörper klar absetzen. Bei den Amnioten, respektive den Squamaten ist der Wirbelkörper durch eine Vergrößerung der Pleurozentren entstanden.

Die dorsalen und ventralen kranialen Arkualia sind nach REMANE (1936) nur bei einer Reihe von Fischen nachweisbar und entbehren bei allen Tetrapoden jeglichen homologisierenden Anhalts. Sie spielen in der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung überhaupt eine untergeordnete und zuvernachlässigende Rolle.

Die Wirbelsäule wird in folgenden Abschnitten vorgestellt: Hals-, Rumpf-, Becken- und Schwanzregion.

1) Regio cervicalis

a) die beiden vorderen Halswirbel:

Die ersten beiden Halswirbel zeigen Besonderheiten: der Atlas der Lazertilier besteht nur aus den Basidorsalia (Neuralbogen) und einem ventralen Schlußstück, dem Hypozentrum, das den Interzentren zwischen den übrigen Wirbelkörpern entspricht. Der eigentliche Wirbelkörper des Atlas wird noch als typisches Pleurozentrum angelegt, ko-ossifiziert aber mit dem zweiten Halswirbel (= Axis oder Epistropheus) und bildet dessen vorderen Teil (das Zahnstück oder Odontoideum).

Eine bauplanmäßige Komplizierung kommt durch die Ausbildung der kranial verbleibenden Sklerotomhälfte vor dem Atlas hinzu. Diese rudimentäre Wirbelanlage wird als Proatlas bezeichnet. Während die hypochordale Spange (das Hypozentrum) des Proatlas mit dem Hinterhaupt verwächst, können sich Teile des Neuralbogens dem Atlas angliedern. Das Pleurozentrum des Proatlas wird zu einem kleinen Zapfen (Processus odontoideus) am Zahnstück (Pleurozentrum des Atlas) des Epistropheus.

Die beiden Basidorsalia des ringförmigen Atlas bleiben in der Regel vom ventralen Hypozentrum durch Fuge getrennt und vereinigen sich selbst auch oberhalb des Neuralrohres nicht. Die Gelenkfläche für den Hinter-

Abb. 46 Linke Bogenhälfte des Atlas von Lacerta lepida (rezent) v.l.n.r.: von kranial; von innen mit Postzygapophyse (links oben); von kaudal.

Abb. 47 Linke obere Bogenhälfte eines Atlas (Gui. L. 168)
oben: mit Postzygapophyse (Innenseite);
unten: mit dorsaler Apophyse (Dorsalseite).

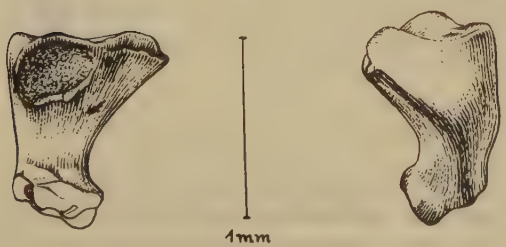


Abb. 48 Linke obere Bogenhälfte eines Atlas (Gui. L. 168)
links: von innen mit Postzygapophyse;
rechts: von vorn außen.

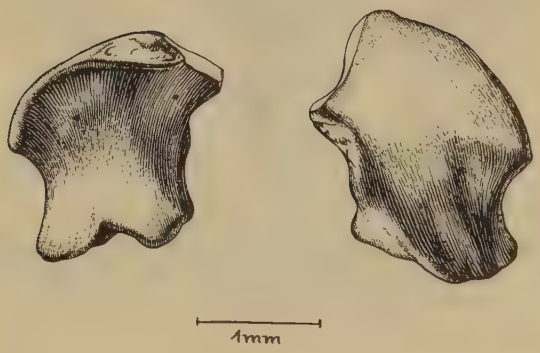


Abb. 49 Obere Hälfte eines linken Atlasbogenstückes (Gui. L. 168)
links: von innen; rechts: von lateral außen.

Abb. 50 Linke obere Bogenhälfte eines Atlas (Gui. L. 168)
links: von innen mit Postzygapophyse; rechts: von außen mit dorsaler Apophyse (Diapophyse) und einer Diapophysenfurche.

hauptskondylus wird von den basalen Teilen der Bögen, dem Hypozentrum und in der Mitte von der Spitze des Processus odontoideus gebildet. Ein quer durch den Atlasring verlaufendes Septum interarticulare (Ligamentum transversum) trennt den Processus odontoideus vom Neuralkanal sowie zwei synergetische Gelenke, das atlanto-occipitale vom atlanto-epistrophalen.

Atlas, C_1

Die soliden Basisstücke des Atlasbogens mit den Doppelgelenkfacetten sind offenbar besonders gut zur fossilen Überlieferung geeignet, dagegen gehen die zarten Dachstücke und das ventrale Schlußstück (Hypo- oder Interzentrum) bei der natürlichen Mazeration leicht verlustig, beziehungsweise zu Bruch, - wie ich auch an rezentem Material von Lacerta lepida und Chalcides chalcides beobachten konnte.

Aus der Grube Guimarota sind vierzehn rechte (Gui.L.165) und dreizehn linke Bogen-Basisstücke (Gui.L.131), drei rechte (Gui.L.143) und vier linke Dachstücke (Gui.L.168) des Atlasbogens, sowie fünf Atlas-Hypozentren (Gui.L.169) überliefert.

Allein an Hand der vier linken dorsalen Bogenfragmente können drei Lazertiliertaxa postuliert werden. Zwei der Formen haben ausgeprägte Postzygapophysen; eine Form besitzt gar keine Zygapophysen, doch deutet sich bei ihr am externen Hinterrand des Bogendaches eine Apophyse an.

Von den Exemplaren mit Postzygapophysen zeichnet sich das eine durch einen nach vorn medial verlängerten Neuralbogenflügel aus, während die anderen durch eine relativ größere Postzygapophyse und auf der Außenseite durch eine Einkerbung und dadurch abgehobene hintere Diapophyse charakterisiert sind. Auch die rechten Bogenstücke gehören offenbar diesem Typ an.

An den Wirbelbogenansätzen (= Pediculi arcus) des Materials Gui.L.131 und Gui.L.165 ist zu erkennen, daß die meisten dieser Atlasfragmente ein Bogendach mit einer Postzygapophyse besessen haben müssen, folglich dieser Atlastyp am häufigsten vertreten ist.

Zwei Foramina auf der Innenseite des Bogens direkt neben der Postzygapophyse ließen sich durch Vergleichsstudium an einigen Präparaten von rezenten Lacerta lepida, Chalcides chalcides und Varanus sp. als Öffnungen für Blutgefäße identifizieren.

Da der zweite Spinalnerv (N. cervicalis II) bei Lazertiliern durch das Foramen intervertebrale zwischen Atlas und Axis austritt, müssen auch die dorsalen Foramina in der Diapophysenfurche des Atlasbogens dem Eintritt von Blutgefäßen gedient haben. Aus der vergleichenden Anatomie ist bekannt, daß die paarige Arteria vertebralis in ihrem Verlauf zwischen den langen Halsmuskeln und den Wirbelkörpern Seitenzweige (Rami spinales) zum Rückenmark abgibt. Diese vereinigen sich dann an der Vorderseite (ventral) des Rückenmarks mit der Arteria spinalis anterior und den beiden lateralen Arteriae spinales posteriores, die alle ebenfalls aus der A. vertebralis weiter kranial kurz vor der Unterfläche des Kleinhirns entspringen und kaudalwärts bis zum Terminalabschnitt des Rückenmarks laufen. Ferner tritt als wichtiges paariges Kopfgefäß die Arteria occipito-vertebralis von der Aorta an die Halswirbelsäule heran; sie gabelt sich am Atlas in eine aufsteigende Kopfarterie und eine rekurrente, lateral von den Zygapophysen der Wirbel verlaufende Arteria vertebralis dorsi, die sich schließlich kaudal mit der Lendenarterie vereinigt. Diese Arteria vertebralis dorsi gibt Versorgungsäste an die Halsrückenmuskulatur sowie an das Rückenmark ab und anastomosiert mit Kollateralen der schon genannten Arteriae vertebrales. Davon zieht ein Gefäßast rechts wie links von dorsal fast senkrecht oberhalb und vor der Postzygapophyse zwischen Atlas und Axis in den Wirbelkanal und ist hier mit den beiden beschriebenen inneren Foramina in Verbindung zu bringen. Extern wird bereits ein Zweig in die Diapophysenfurche abgegeben.

Bezüglich der Wirbelfortsätze besitzen die Squamaten im allgemeinen nur einen am Wirbelkörper gelegenen Querfortsatz (Processus transversus oder Synapophyse) auf jeder Seite. Wie sich aus dem gelegentlichen Auftreten von Par- und Diapophysen in der Halswirbelsäule ableiten läßt, gehen Par- und darüberliegende Diapophysen in die Wirbelquerfortsätze auf. Die Art der Wirbelfortsätze und ihre Lage dürfte durch die Muskel-, Bindegewebs-strang- oder Rippenanlage embryonal induziert sein. Diese Abhängigkeit

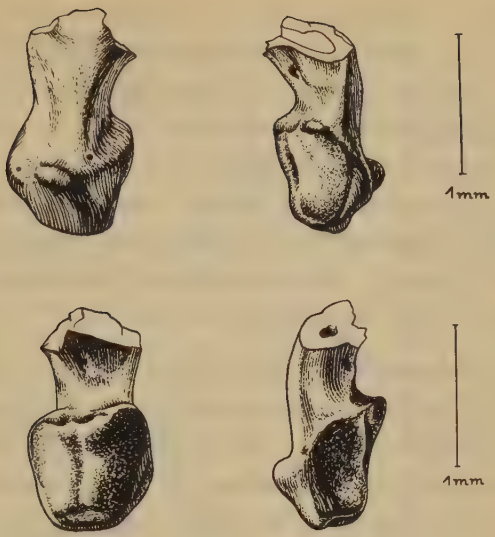


Abb. 51 Basisstück einer rechten Atlasbogenhälfte (Gui. L. 165); oben links: von außen mit Parapophyse; oben rechts: von kaudal mit Gelenkfläche für das Zahnstück des Axis und einem Ansatz einer Postzygapophyse (oben); unten links: von innen; unten rechts: von kranial mit Gelenkfläche für den Condylus occipitalis.

Abb. 52 Interzentrum des Atlas (Gui. L. 169)
oben links: von kranial; oben rechts: von kaudal;
unten links: von dorsal; unten rechts: von ventral.

bedingt die Lageverschiedenheit der Apophysen auch innerhalb der Wirbelsäule. Die Außenseite des Wirbelbogenansatzes der Guimarota-Atlasfragmente trägt eine Apophyse, die wahrscheinlich wie bei rezenten Eidechsen einem Bindegewebsstrang zum Ansatz gedient hat. Sie kann nach dem Vorausgegangenen als Parapophyse bezeichnet werden, wenn eine zusätzliche Apophyse (Diapophyse) auf dem dorsalen Bogenteil über der Postzygapophyse ausgebildet ist. Die Parapophysen werden stets von Foramina nutricia begleitet, meist einer größeren hinteren Öffnung und einer kleineren kranialen, die mitunter fehlen kann.

Die Seitenzugehörigkeit der fragmentären Bogenteile ist leicht bestimmbar, da unter anderem die hintere Gelenkfacette eines Basidorsale etwas größer ist als die vordere, - eine Tatsache, die sich von der Artikulation mit dem sich nach vorn verjüngenden Dens epistrophei herleitet. Das atlanto-occipitale Gelenk ist kleiner. Außerdem erstrecken sich die beiden Atlasbogenhälften der Lazertilier deutlich nach kranial.

Ebenso wie die Bogenhälften dorsal nicht miteinander verwachsen, bleiben sie an der Basis durch eine synchondrale Fuge vom ventralen Hypozentrum getrennt. Das Hypozentrum (Gui.L.169) schließt den Atlasring nach unten keilförmig ab. Eine vordere Gelenkhälfte ragt gegen das Hinterhaupt vor, um den medialen Kondylarteil des Basioccipitale aufnehmen zu können. Der kaudale Gelenkteil trägt das Odontoideum des Epistropheus.

Auf der Unterseite des Hypozentrums befindet sich im vorderen Teil rechts und links von einer ventralen Apophyse (Prominentia ventralis) je eine Gefäßöffnung. Wie an einem fragmentären Hypozentrumexemplar zu sehen ist, kann noch ein drittes Foramen unterhalb der kaudalen Gelenkfläche auftreten, das zugleich zur Orientierung dienlich ist; dies war am Präparat vom rezenten Chalcides chalcides festzustellen. An allen fünf Atlas-Hypozentren ist eine Prominentia ventralis ausgebildet. Alle Artikulationsflächen des Atlas sind leicht konkav.

Der Atlas-Typ ohne Zygapophysen, aber mit breitem Neuralbogen, an dessen Hinterrand sich außen eine Apophyse formiert, entspricht in keiner Weise dem von rezentem gekkoniden, iguaniden und scincomorphen Vergleichsmaterial, dagegen eher dem der Anguimorpha.

Abb. 53 Gui.L.123, Epistropheus
oben: von dorsal (der Neuralbogen ist abgebrochen), das Pleurozentrum von C_1 ist mit dem von C_2 verschmolzen; Mitte: linke Seitenansicht mit deutlichem Zahnfortsatz; unten: von ventral, in der Mitte die Regio intervertebralis.

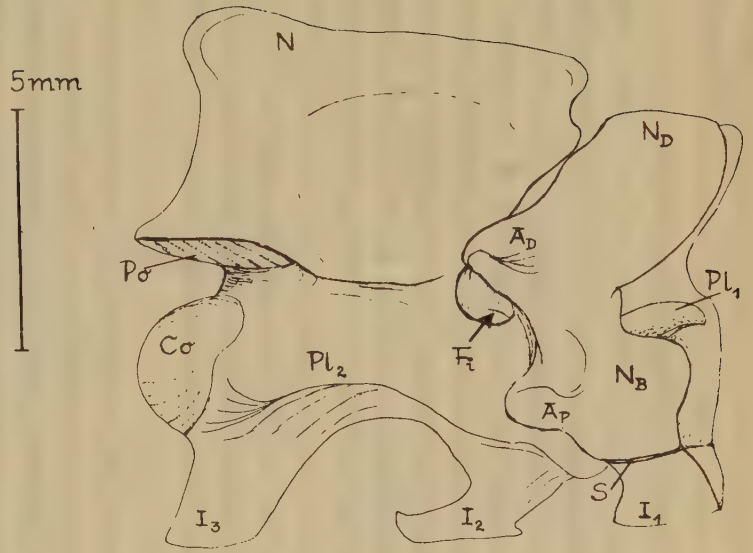


Abb. 54 Rechte Seitenansicht von Atlas und Axis eines rezenten Warans.
A_D: Dorsale Apophyse (Diapophyse); A_P: Parapophyse; Co: Kondylus; F_i: Fenestra intervertebralis; $I_{1,2,3}$: Interzentren; N: Neuralbogen; N_B: Basis des Neuralbogens (Pediculus arcus); N_D: Dach des Neuralbogens; $Pl_{1,2}$: Pleurozentren; Po: Postzygapophyse; S: synchondrale Fuge.

Hinsichtlich der anderen Atlas-Exemplare sind die stark nach kranial ausladenden Basidorsalia mit Postzygapophysen für scincomorphe Lazertilier kennzeichnend, ebenso der Habitus des Hypozentrums.

Axis (Epistropheus), C_2

Vom Axis liegen im Guimarota-Material nur drei Exemplare (Gui.L.123) gleichen Typs vor, sowie zwei einzelne Zahnstücke. Der eigentliche Wirbelkörper (das Pleurozentrum) des ersten Halswirbels ist mit dem des zweiten verschmolzen; eine blasse Sutur ist zum Teil noch erkennbar. Der Epistropheus besitzt einen hinteren Kondylus, der die Procoelie der nachfolgenden Wirbelsäule anzeigt. Das zweite Hypozentrum (Interzentrum) der Sauria bildet im allgemeinen eine vordere Hypapophyse, die mit dem Wirbelkörper verwachsen oder durch Sutur getrennt diesem nur angeheftet ist. Die drei Guimarota-Epistrophei zeigen an der mutmaßlichen Hypozentrumregion eine eng begrenzte Brüchigkeit, deren geringes Ausmaß mit einer sehr kleinen Hypapophyse zusammenhängen muß, die mit dem Wirbelkörper fusioniert war.

Anzeichen für eine Fixierung des dritten Interzentrums am Corpus axis fehlen, doch spricht die ventrale Gestaltung des hinteren Kondylus für eine suturale intervertebrale Hypapophysenbildung des dritten Interzentrums, was sich auch aus dem vorliegenden post-axialen Halswirbelmaterial ableiten läßt.

Die beiden fusionierten Pleurozentren von C_1 und C_2 haben mehrere Foramina nutricia, die auf der Ventralseite des größten Epistropheus-Exemplars durch einen sich nach kranial verbreiternden mittleren Knochenkamm bilateral verteilt sind.

Die im Zusammenhang mit der Reduktion stehende intravertebrale Einschnürung der Chorda paust sich auf den Wirbelknochen durch und zeigt auf der Dorsalseite des Pleurozentrums sowohl von Atlas als von Axis ein sanduhrförmiges Relief mit entsprechend angelegten Foramina nutricia zu beiden Seiten.

Die Neuralbogen sind an allen drei Exemplaren abgebrochen. Unter ihrem Ansatz ist jeweils ein nach hinten gerichteter synapophysärer Querfortsatz

entwickelt. Der Processus odontoideus hat die Form einer kleinen vorgestülpten Lippe.

Zur Klärung der taxonomischen Frage läßt sich sagen: die Interzentren nehmen offenbar eine Lage zwischen den Wirbeln, beziehungsweise am Kranialabschnitt des Pleurozentrums des folgenden Wirbels ein (Typ: Cordylidae, juvenil mit intervertebralem und adult mit antero-subsequentem Interzentrum, s. HOFFSTETTER & GASC, 1969). Da die Anguimorpha, Scincidae und Gerrhosauridae zur Bildung von kaudal am Wirbelkörper liegenden Hypozentren neigen, sind die vorliegenden Stücke nach dem oben Gesagten unter der Synopse zusätzlicher Skelettmerkmale als Epistrophei von scincomorphem, cordylid-lacertiden (nicht teiiden) Habitus zu bezeichnen.

b) die post-axialen Halswirbel:

HOFFSTETTER & GASC (1969) haben triftig begründet empfohlen, bei der Definition der Vertebrae cervicales derjenigen von STANNIUS (1849) zu folgen. Danach werden die Wirbel zur Halsregion gerechnet, die sich kranial von dem Wirbel befinden, dessen Rippe als erste mit dem Sternum zusammenhängt. Da das Guimarota-Material keine Assoziationen von Halswirbelsäule und Brustgürtel enthält und hinsichtlich der Repräsentanz von Skelettelementen nur unvollständig ist, wurden zur Kennzeichnung von Halswirbeln andere Kriterien benutzt.

Als diagnostisch für Sauria-Halswirbel erwiesen sich die Gedrungenheit und Kürze der Wirbelkörper, die hoch aufragenden Neuralbogen zum Umfassen der im Halsbereich noch dicken Medulla spinalis, die unpaaren Ansatzmarken für die Hypozentren, sowie der Habitus der synapophysären Querfortsätze.

Von den Guimarota-Wirbelfragmenten ließen sich sechszehn als post-axiale Lazertilier-Halswirbel (Gui.L.45) ansprechen.

Im allgemeinen tritt bei den meisten Lazertiliern das erste Rippenpaar am vierten Halswirbel auf, bei der scincomorphen Gattung Dibamus ausnahmsweise bereits am Epistropheus, bei einigen Gekkonidae, Pygopodidae, Scincidae, Anguidae, Anniellidae und bei Xenosaurus am dritten; am fünften

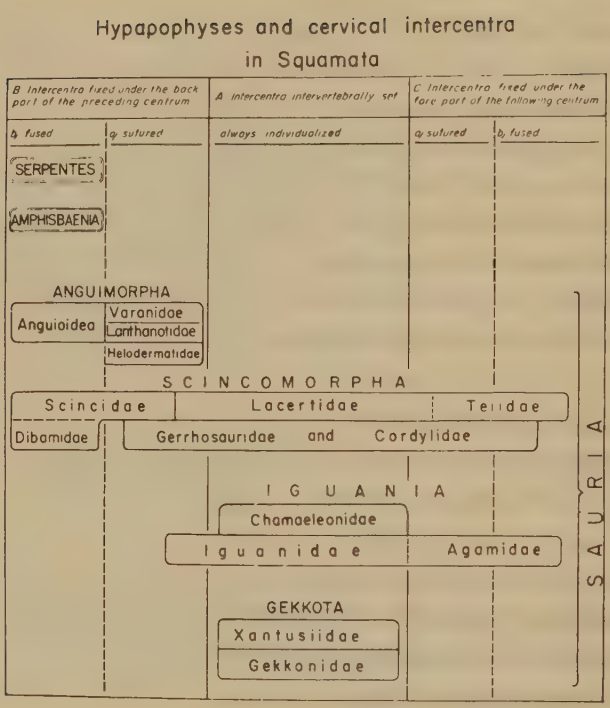


Abb. 55 Die Position der Interzentren (Hypozentren) an den Wirbelkörpern (Vertebrae cervicales) von Squamaten (nach HOFFSTETTER & GASC, 1969, S. 259).

bei den meisten Agamidae und Iguanidae, sowie dem Cordyliden Chamaesaura, am sechsten und siebenten bei den Varanidae (s. HOFFSTETTER & GASC, 1969).

Das besterhaltene Exemplar unseres Materials (Gui.L.45) ist sehr wahrscheinlich der vierte Halswirbel eines scincomorphen Lazertiliers, da sein Processus transversus wie der des vierten Cervikalen von Chalcides chalcides und adäquat zum sechsten von Varanus sp. charakteristisch gestaltet ist: Die Querfortsätze der rippenlosen Halswirbel zeigen eine gewisse Schräge gegenüber der Wirbelkörperachse, während sie bei den rippentragenden mit der Tendenz nach senkrecht dazu stehen und im hinteren Halsbereich distal mit einem annähernd sphärischen Gelenkkopf für die Rippe ausgebildet sind.

Der Halswirbel, der mit der ersten Rippe verbunden ist, besitzt einen noch ziemlich schräg am Corpus vertebrae sitzenden Querfortsatz, der proximal von der Mitte des Neuralbogenansatzes nach vorn lateral von der Wirbelgelenkhöhle verläuft. Distal ist für die Artikulation mit der Rippe nur eine konvexe knorpelhafte Gelenkfläche, kein eigentlicher Gelenkkopf ausgebildet. Dieser Darstellung entspricht der genannte, abgebildete Halswirbel aus der Guimarota, der unter anderem sehr schön das Ausdünnen der Substantia compacta am costalen Gelenkfeld seines Processus transversus zeigt.

Von den übrigen Halswirbelfragmenten besitzt, soweit erhalten, ein Teil schräg gerichtete, der andere Teil fast sphärisch gerundete Synapophysen. Das Verhältnis der überlieferten vorderen (C_{3-5}) und hinteren (C_{6-8}) Halswirbel ist ungefähr gleich.

Ein Exemplar ($C_{4\ od.\ 5}$) ist auf dem Kunststoff Palavit fixiert worden und zeigt nur die freipräparierte rechte Wirbelseite mit erhaltenem Neuralbogen, dessen Zygapophysenflächen schon im Matrixbereich liegen.

Nach den bisherigen Gesichtspunkten und wegen der vorher genannten charakteristischen intervertebralen Positionsverhältnisse der Hypozentren (daher Interzentren genannt), die unser Halswirbelmaterial mit mustergültigen Markierungen aufweist, scheint die vorweggenommene Zuordnung zu

Abb. 56 Ein vorderer post-axialer Halswirbel (wahrscheinlich C_4) oben Mitte: rechte Seitenansicht (die intervertebrale Position des Interzentrums ist ersichtlich, s. Abb. 55); Mitte links: von kranial; Mitte rechts: von kaudal (eine Ansatzfläche für die Interzentren ist ausgebildet); unten links: von ventral; unten rechts: von dorsal (der Neuralbogen ist abgebrochen).

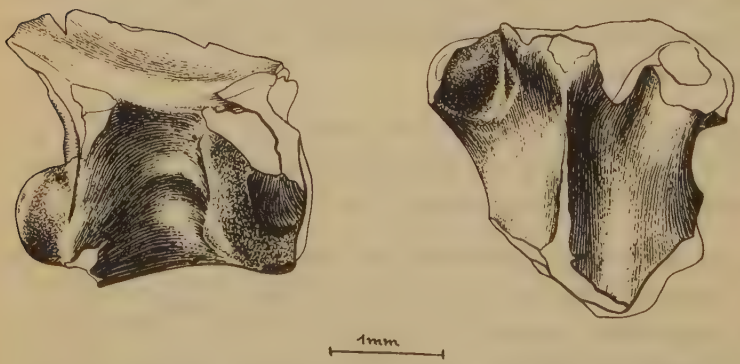


Abb. 57 Gui. L. 162, Thorakalwirbel; links: rechte Seitenansicht; rechts: von dorsal.

den Scincomorpha (mit C_{1-8}) gerechtfertigt. Die Interzentren selbst sind in unserem Fundgut nur mit einem Stück vertreten (Gui. L. 172).

2) Regio thoracalis

Die Thorakalwirbel der Lazertilier tragen im allgemeinen Rippen, von denen in der Regel die ersten fünf Paare mit dem Sternalapparat zusammenhängen. Zur costalen Gelenkung haben sie unterhalb der Präzygapophysen auf beiden Seiten des Wirbelkörpers ein nierenförmiges oder sphärisches, chondrales Gelenkköpfchen ausgebildet.

Im Lumbalbereich der Rumpfwirbelsäule (d. h. ein bis drei Wirbel vor dem ersten Sakralwirbel) fehlen bisweilen die Rippen, oder es tritt eine Ankylose von reduzierten Rippen und Corpus vertebrale auf.

Bei den Familien Scincidae, Gerrhosauridae und Lacertidae sind nach HOFFSTETTER & GASC (1969) die präsakralen Wirbel niemals rippenlos.

Als Besonderheit und Konvergenzentwicklung zeigen die obertriassischen Eolacertiden Kuehneosaurus, Kuehneosuchus, Icarosaurus einerseits und der rezente Agamide Draco verlängerte Synapophysen mit verbreiterten Artikulationsflächen für die langen Rippen, die durch das Ausspannen des Integuments einen Gleiflug ermöglichen (ROBINSON, 1962, 1967; COLBERT, 1966). Zu dem eolacertiformen Material aus der Grube Guimarota fanden sich keine Thorakalwirbel mit verlängerten Gelenk-Querfortsätzen.

Die Sauria-Wirbelkörper zeigen meist einen sagittalen stumpfen Grat auf der Ventralseite, der im Zusammenhang mit der entwicklungsgeschichtlichen Konstriktion der Chorda dorsalis steht. Die an die Stelle der reduzierten Chorda getretene Knochensubstanz gibt dem Wirbelkonus ventral und dorsal ein, wie schon oben gesagt, sanduhrförmiges Relief.

Bei zahlreichen Anguimorpha und einigen extremitätenlosen Scincomorpha ist die ventrale Oberfläche des Wirbels flach und der stumpfe Mittelgrat verwischt. Kondylus und Corpus können verbreitert sein. Die lateralen Ränder des Wirbelkörpers sind mitunter weniger divergent (Scincidae).

Die Extremitätenreduktion ist mit einer Vergrößerung der Wirbelsegmentzahl und der Tendenz zur Uniformität der Wirbel verbunden. Die Länge

der Wirbelkörper variiert in Abhängigkeit von der mechanischen Beanspruchung der Wirbelsäule. Außer Varanus und Lanthanotus haben Lazertilier mit wohlentwickelten Gliedmaßen ziemlich kurze Halswirbel. Die Wirbellänge nimmt nach dem Schultergürtel erheblich zu und erreicht ihr Maximum in der hinteren Thorakalregion. Im lumbalen Präsakralbereich verkürzen sich die Wirbel wieder, sind aber nie so kurz wie die cervikalen.

Aus einem Teil des Guimarota-Wirbelmaterials ohne erhaltenen Neuralbogen lassen sich zwei Wirbelgruppen von gleichem Habitus mit bestimmten differenten Proportionsverhältnissen zusammenstellen. Bei der einen Gruppe (Gui.L.175) verhalten sich die Breite des Wirbels zur gesamten Länge wie 1 : 1 und die Länge des Wirbelkörpers an sich zur Länge des Kondylus wie 3 : 1; während sich bei der anderen Gruppe (Gui.L.176) ein Verhältnis von Wirbelbreite zur Wirbelkörperlänge wie 1 : 1 und von Wirbelkörperlänge zu der des Kondylus wie 4 : 1 feststellen läßt. Ob dieser Unterschied spezifisch ist oder mit einer intracolumnaren Längenzunahme der Wirbel von cervikal nach lumbal zusammenhängt, ist auf biometrischem Wege mit Hilfe einer Diskriminanzanalyse untersucht worden.

Die Biometrie liefert heutzutage Methoden, die auch bei kleinem Umfang meßbaren Materials eine exakte Beurteilung der Meßwerte erlauben. Mutmaßliche Unterschiede können mit Hilfe einer Diskriminanzanalyse berechnet werden, wodurch eine hypothetische Trennung entweder statistisch gesichert oder in Abrede gestellt wird.

An den Guimarota-Wirbelfragmenten bieten sich Länge und Breite des Wirbelkörpers, sowie die Länge des Wirbelkondylus als Merkmale zur Aufstellung einer Diskriminanzfunktion an. Durch diese Funktion lassen sich je nachdem Abweichung oder Übereinstimmung der betrachteten Gruppen errechnen. Die Länge des Wirbelkörpers erhält man durch Messen der Strecke vom Gelenkgrubenrand bis zum Kondylusansatz; die Breite ist durch den Abstand der beiden Synapophysen gegeben.

Die zur Diskussion stehenden Wirbelfragmente besitzen synapophysäre Gelenkköpfchen für den Rippenansatz; auf ihrer Ventralseite findet sich kein

Anzeichen für ein Vorhandensein von Interzentren.

Die Wirbelproportionen lassen sich als eine Funktion der Lebensweise betrachten (z. B. die intensive tiefe kotylar-kondylare Wirbelgelenkung bei Skinken, die sich auf Grund der Reduktion der Extremitäten schlangenähnlich bewegen). Unterschiedliche Bewegung schafft spezifische Biotope. Die biologischen und phylogenetischen Konsequenzen dürften deshalb unseren gewählten Merkmalen einen Artcharakter zuweisen. Kompliziert wird dieser einfache Gesichtspunkt durch die bei den Squamaten wiederholt auftretende Anpassung des Skeletts an apode Lokomotion. Dabei ergeben sich nach GASC (1967) aus den mit der Lebensweise assoziierten Modifikationen, den adaptiven Besonderheiten und den genetischen Gegebenheiten Merkmalskomplexe, die die Betrachtung der ganzen Wirbelsäule notwendig machen.

Für die Untersuchung der deutlichen Proportionsunterschiede unserer beiden Thorakalwirbelgruppen genügt die regionale Beschränkung, zumal jene bei der einfachen Wirbelgestalt der Sauria sofort ins Auge fallen.

Im folgenden wird nach einem Rechenschema von LINDER (1964) vorgegangen. Zur Aufstellung der Trennfunktion werden zuerst für jede der beiden angenommenen Gruppen die Summen (S) der Merkmalsgrößen, die Summe ihrer Quadrate, die Summen der einzelnen Produkte zweier Meßwerte und die Mittelwerte der Maße bestimmt. Ferner werden die drei Summen der Produkte jedes Merkmals von beiden Meßreihen ermittelt und nach ihrer Größe geordnet. Daraus ergibt sich die Reihenfolge :

1. Breite ($S_{B,B}$), 2. Kondyluslänge ($S_{K,K}$), 3. Corpuslänge ($S_{C,C}$).

Ebenso werden die drei Summen der Produkte zweier Merkmale beider Meßgruppen und die Differenzen (d_j) der beiden Durchschnittswerte jedes Merkmals berechnet.

Nach dem Diskriminanzverfahren von LINDER (1964) erhält man die Koeffizienten (b_j) für die drei Merkmale und errechnet die neuen Rechenmaße der Merkmale nach der Trennformel :

$X = b_1$ mal $Meßwert_B$ plus b_2 mal $Meßwert_K$ plus b_3 mal $Meßwert_C$.

Die Verteilung der Diskriminanzwerte (X) beider Gruppen zeigt keine Trennung, sondern eine Zusammengehörigkeit, die bei der Zusammenschau der Häufigkeiten das Bild einer annähernden Normalverteilung liefert.

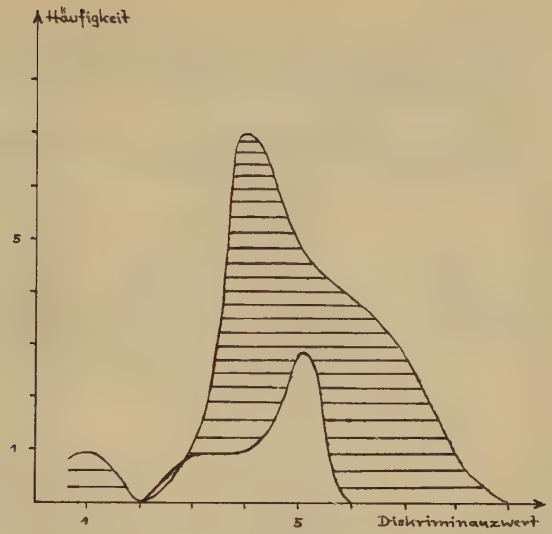
Nach der vorgetragenen Statistik von Meßreihen kleinen Umfangs ist eine signifikante Differenz zwischen den betrachteten Gruppen unwahrscheinlich; die Meßreihen gehören vielmehr zur selben Grundgesamtheit.

Eine leichte Asymmetrie der Verteilung der Wirbelbreitenmaße ist auf die sichtbare Materialdeformation zurückzuführen (s. Diagenese und Tektonik der Matrix bei HELMDACH, 1968).

Die Abweichung der Wirbelkörperlängenmaße von einer Normalverteilung ist bedingt durch die Varianz der Wirbellänge innerhalb der Wirbelsäule, d. h. durch die Längenzunahme von cervikal nach lumbal. Aus dieser Tatsache entspringt letztlich die beobachtete Differenz in unserem vorliegenden Wirbelmaterial. Nach dem Diagramm lassen sich beide Wirbelgruppen als Wirbel einer vorderen und einer hinteren Region in der thorakalen Wirbelsäule erklären.

Zur Erklärung der graphischen Darstellung:

Die beiden hypothetisch getrennten Meßreihen zeigen im oberen Diagramm eine konträre Asymmetrie der Verteilung. Die additive Darstellung der Quantitäten ihrer Diskriminanzwerte (Synthese der beiden Einzelkurven) ähnelt dem Bild einer GAUSS' schen Häufigkeitsverteilung. Demnach gehören beide Meßgruppen zu einer einheitlichen Gesamtheit, die nach natürlichen, nicht signifikanten Proportionsdifferenzen innerhalb der thorakalen Wirbelsäule künstlich getrennt worden sind.


Häufigkeit
5
1
1
5
Diskriminanzwert

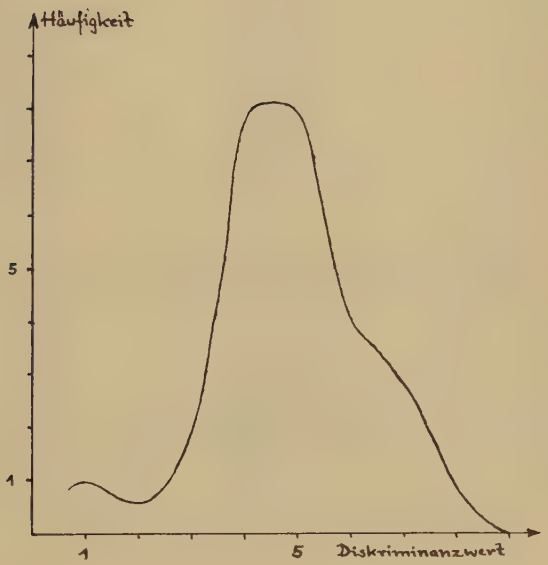

Häufigkeit
5
1
1
5
Diskriminanzwert

Abb. 58

Meßwerte A

Material : Gui. L. 175
Die Maße sind in Teilstrichen des skalaren Binokularmikrometers angegeben. Dividiert man die Meßwerte durch 15, 15, erhält man die Maße in mm.

Max. Wirbelbreite	Wirbelkondyluslänge	Wirbelkörperlänge
37, 0	9, 0	26, 5
35, 0	9, 0	27, 0
37, 0	9, 0	26, 0
28, 0	7, 0	26, 0
29, 0	8, 0	24, 0
37, 0	9, 7	24, 0
28, 0	8, 0	19, 0
27, 0	7, 0	20, 0
28, 0	6, 0	23, 0
30, 0	7, 2	25, 0
24, 0	7, 5	17, 5
31, 0	7, 0	27, 0
23, 5	6, 5	20, 0
32, 0	7, 0	30, 0
22, 0	5, 5	17, 0
28, 0	6, 0	17, 0
24, 0	4, 0	23, 5
23, 0	4, 5	18, 5
24, 0	6, 0	18, 5
29, 5	7, 5	19, 0
34, 0	9, 0	24, 0
29, 0	7, 5	25, 0
640, 0	157, 9	497, 5

Material : Gui. L. 161
Wirbel mit Zygosphen-Zygantrum-Ausbildung

28, 0	7, 0	25, 0
29, 5	8, 5	28, 0
31, 0	5, 5	27, 0
26, 0	nicht erhalten	26, 5
31, 0	nicht erhalten	23, 0
30, 5	nicht erhalten	26, 5
nicht erhalten	6, 0	28, 0

Auswertung von Gui. L. 175 :

Summe (Breite)	= 640, 0	Summe $(Breite)^2$	= 409 600, 0
Summe (kondylus)	= 157, 9	Summe $(Kondylus)^2$	= 24 932, 4
Summe (Corpus)	= 497, 5	Summe $(Corpus)^2$	= 247 516, 3
Summe $(Breite^2)$	= 19 083, 6		
Summe $(Kondylus^2)$	= 1 179, 4		
Summe $(Corpus^2)$	= 11 562, 5		
Summe (breite) mal (Corpus)	= 13 737, 5	$\overline{Breite}$	= 29, 09
Summe (Breite) mal (Kondylus)	= 4 715, 9	$\overline{Kondylus}$	= 7, 18
Summe (Corpus) mal (Kondylus)	= 3 617, 4	$\overline{Corpus}$	= 22, 61

Meßwerte B

Material : Gui. L. 176

max. Wirbelbreite	Wirbelkondyluslänge	Wirbelkörperlänge
33, 0	8, 5	30, 0
36, 0	9, 5	35, 5
28, 0	8, 5	31, 5
23, 0	6, 5	28, 5
28, 0	7, 0	28, 0
nicht erhalten	10, 0	40, 0
nicht erhalten	10, 5	35, 5
nicht erhalten	9, 5	28, 0
nicht erhalten	9, 0	33, 0
nicht erhalten	7, 5	27, 5
nicht erhalten	8, 0	28, 5
nicht erhalten	11, 0	49, 5
nicht erhalten	7, 0	26, 0
S = 148, 0 (n=5)	112, 5	419, 5

Material : Gui. 377
Wirbel ohne Zygosphen-Zygantrum-Bildung (schlanker Typ)

22, 7	6, 0	26, 0

Auswertung von Gui. L. 176 :

Summe (Breite) = 148, 0 Summe $(\text{Breite})^2$ = 21 904, 0 (n=5)

Summe (Kondylus) = 112, 5 Summe $(\text{Kondylus})^2$ = 12 656, 3

Summe (Corpus) = 419, 5 Summe $(\text{Corpus})^2$ = 175 980, 3

Summe (Breite^2) = 4 482, 0 (n=5)

Summe (Kondylus^2) = 997, 8

Summe (Corpus^2) = 13 176, 2

Summe (Breite) mal (Corpus) = 4 589, 5 (n=5) $\overline{\text{Breite}}$ = 29, 60

Summe (Breite) mal (Kondylus) = 1 271, 0 (n=5) $\overline{\text{Kondylus}}$ = 8, 65

Summe (Corpus) mal (Kondylus) = 3 737, 8 (n=13) $\overline{\text{Corpus}}$ = 32, 27

$\text{Summe}_{(\text{Breite Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = 566, 6182 = S_{B, B}$

$\text{Summe}_{(\text{Kondylus Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = 85, 7655 = S_{K, K}$

$\text{Summe}_{(\text{Corpus Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = -48, 9617 = S_{C, C}$

$\text{Summe}_{(\text{Breite, Corpus Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = -912, 1211 = S_{B, C}$

$\text{Summe}_{(\text{Breite, Kondylus Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = 112, 6763 = S_{B, K}$

$\text{Summe}_{(\text{Corpus, Kondylus Gui. L. 175 und Gui. L. 176})} = 154, 1684 = S_{C, K}$

Für die Unterschiede der Durchschnitte erhält man:

$d_1 = \overline{\text{Breite}}_{\text{Gui. L. 175}} - \overline{\text{Breite}}_{\text{Gui. L. 176}} = -0, 51$

$d_2 = \overline{\text{Kondylus}}_{\text{Gui. L. 175}} - \overline{\text{Kondylus}}_{\text{Gui. L. 176}} = -1, 47$

$d_3 = \overline{\text{Corpus}}_{\text{Gui. L. 175}} - \overline{\text{Corpus}}_{\text{Gui. L. 176}} = -9, 66$

Zur Erleichterung der weiteren Rechenoperationen werden die vorstehend erhaltenen Summenprodukte durch 100 dividiert:

$S_{B, B} = 5, 666\,182$ $S_{B, C} = -9, 211\,211$

$S_{K, K} = 0, 857\,655$ $S_{B, K} = 1, 126\,763$

$S_{C, C} = -0, 489\,617$ $S_{C, K} = 1, 541\,684$

Ebenso die d_j.

	1. Wirbelbreite	2. Wirbelkondylus	3. Corpuslänge	d	Q	Probe
01	5,666182	1,126763	-9,211211	-0,0051	-2,423366	
02		0,857655	1,541684	-0,0147	3,511402	
03			-0,489617	-0,0966	-8,255744	
04						
05					-0,1164	
10	1,0000	0,1988575	-1,6256468	-0,0009000		-0,4276893
11	0,1988575	0,6335896	3,3734027	-0,0136858	4,1921640	4,3910215
12	-1,6256468		14,4845538	-0,1048908	16,1274189	14,5017721
13						
14	-0,0009000			-0,0000046	-0,1194812	-0,1185812
20	-0,3138585	1,0000	5,3242703	-0,0216004		5,9888114
21	0,5668757	5,3242703	-0,2785488	-0,0320239	5,5805733	0,2563030
22						
23	0,0243339	-0,0216004		-0,0001934	-0,0294838	-0,0078834
30	2,0351033	19,1143135	1,0000	0,1149669		22,0344499
31						
32	$-0,0408373 = b_1$	$-0,6337153 = b_2$	$0,1149669 = b_3$	$-0,0015819 = \frac{dx}{100}$	-0,5611676	-0,6761345

Rechenschema zur Ermittlung der Diskriminanzfunktion nach LINDER (1964)

dx (= 0,158) gibt an, wie stark die Diskriminanzfunktion beide Meßgruppen voneinander trennt.

Nach $\underset{f}{m}F = \frac{n_A \text{ mal } n_B\ (n_A + n_B - m - 1)\ dx}{m\ (n_A + n_B)}$ wird bestimmt, ob die d_j von Null abweichen oder ob beide Gruppen zur selben Grundgesamtheit gehören.

$f = (n_A + n_B - m - 1)$

Es bestehen folgende Diskriminanzbeziehungen:

b_1 mal S_{BB} + b_2 mal S_{BK} + b_3 mal S_{BC} = d_1

b_1 mal S_{BK} + b_2 mal S_{KK} + b_3 mal S_{KC} = d_2

b_1 mal S_{BC} + b_2 mal S_{KC} + b_3 mal S_{CC} = d_3

Die ermittelten b_j-Werte werden zur Vereinfachung des weiteren Rechenganges so umgeformt, daß $b_2 = 1$ gesetzt wird, d. h.:

X = -0, 0408373 mal Breite - 0, 6337153 mal Kondyluslänge + 0, 1149669 mal Corpuslänge

X = 0, 0644411 mal B + 1 mal K - 0, 1814172 mal C

Nach dieser Trennformel ergeben sich für die ursprünglichen Meßwerte folgende Rechenmaße:

Für die Meßwerte A (Gui. L. 175)

Breite	Kondylus	Corpus	X
2, 384	+ 9, 0	- 4, 807	= 6, 577
2, 255	9, 0	4, 898	6, 357
2, 384	9, 0	4, 716	6, 668
1, 804	7, 0	4, 716	4, 088
1, 869	8, 0	4, 354	5, 515
2, 384	9, 7	4, 354	7, 730
1, 804	8, 0	3, 447	6, 357
1, 740	7, 0	3, 628	5, 112
1, 804	6, 0	4, 172	3, 632
1, 933	7, 2	4, 535	4, 598
1, 547	7, 5	3, 175	5, 872
1, 998	7, 0	4, 898	4, 100
1, 514	6, 5	3, 628	4, 386
2, 062	7, 0	5, 422	3, 640
1, 418	5, 5	3, 084	3, 834
1, 804	6, 0	3, 084	4, 720
1, 547	4, 0	4, 263	1, 284
1, 482	4, 5	3, 356	2, 626
1, 547	6, 0	3, 356	4, 191
1, 901	7, 5	3, 447	5, 954
2, 191	9, 0	4, 354	6, 837
1, 869	7, 5	4, 535	4, 834

Für die Meßwerte B (Gui. L. 176)

Breite	Kondylus	Corpus	X
2, 127	+ 8, 5	- 5, 442	= 5, 185
2, 320	9, 5	6, 440	5, 380
1, 804	8, 5	5, 714	4, 590
1, 482	6, 5	5, 170	2, 812
1, 804	7, 0	5, 079	3, 725

Prüfung auf Normalverteilung (LINDER, 1964)

Gui. L. 175

Asymmetriemaß g_{Breite} = -2, 488
Standardabweichung s = $\pm$0, 491
Verhältnis g_{Breite}/ s = 5, 068

$g_{Kondylus}$ = -0, 313
$g_{Kondylus}$/ s = 0, 637

g_{corpus} = -3, 980
g_{Corpus}/ s = 8, 110

Gui. L. 176

g_{Breite} = -0, 667
s = $\pm$0, 895
g_{Breite}/ s = 0, 745

$g_{Kondylus}$ = -0, 163
$g_{Kondylus}$/ s = 0, 182

g_{Corpus} = 42, 400
g_{Corpus}/ s = 47, 111

Die Abweichungen der Werte für die Wirbelkörperlänge sind auf eine Varianz innerhalb der thorakalen Wirbelsäule zurückzuführen. Durch Berechnung der Streuung der Mittelwertdifferenzen ($S_D = \pm 0, 744$), der Mittelwerte ($M_{Gui. L. 175} = 4, 951$ und $M_{Gui. L. 176} = 4, 338$) und des t-Wertes (t = 0, 824) läßt sich die Wahrscheinlichkeit (P = 0, 47) dafür ermitteln, daß beide Meßreihen derselben Grundgesamtheit entstammen.

Ebenso zeigt der Vergleich der Differenz der Mittelwerte mit dem Dreifachen, selbst Zweifachen ihrer Streuungsgröße (D_M kleiner 3-2 S_D) an, daß die Differenz als zufällig zu betrachten ist und die beiden Meßreihen

von Objekten gleichen Materials stammen.

Auch die F-Verteilung zur statistischen Sicherung eines Abstandes von Null gestattet keine Trennung:

$$ {}^{3}_{24}F = 4,99 \qquad F_{p=0,05} = 4,53. $$

Bei manchen Lazertilierfamilien bildet der Neuralbogen in unterschiedlichem Maße eine Zygosphen-Zygantrum-Artikulation aus. Es handelt sich um je zwei zusätzliche Gelenkflächen zwischen den Präzygapophysen und zwischen den Postzygapophysen. Diese akzessorischen Gelenkungen kommen nur innerhalb der Ordnung Squamata vor und scheinen in mehreren Gruppen unabhängig voneinander entstanden zu sein (Konvergenzphänomen), da sie bei tetrapoden und extremitätenlosen Formen gleichermaßen auftreten. In systematischer Hinsicht ist diese Bildung für alle Schlangen charakteristisch, aber bei den Eidechsen nur vereinzelt vertreten: so bei großen Iguaniden, bei Cordyliden (aber nicht bei Gerrhosauriden, mit Ausnahme von Zonosaurus), bei einigen Lacertiden und Teiiden, bei den fossilen Varaniden Megalania und Saniwa, bei den Dolichosauriden und einigen Mosasauriden (REMANE, 1936; HOFFSTETTER & GASC, 1969).

Bei der Brückenechse Sphenodon ist dieses Artikulationsprinzip nur im Ansatz durch eine Aufwärtsdrehung der Präzygapophysealfacetten angedeutet. Die Spezialisierung des Zygosphens und Zygantrums bei Schlangen, Iguaniden, dem Teiiden Tupinambis und manchen Mosasauriern erscheint mit der Neigung der vorderen akzessorischen Gelenkflächen nach laterodorsal (Zygosphen) und der hinteren nach laterodorsal (Zygantrum), so daß sich die Flächen von Präzygapophyse und Zygosphen gegenüberstehen, während die von Postzygapophyse und Zygantrum voneinander abgekehrt sind.

Das Zygosphen-Zygantrum-Gelenk scheint der Wirbelsäule einen versteifenden Halt zu geben, indem es torsionshemmend wirkt. Ein derartiges Gelenk findet sich meist bei schlangenartig langgestreckten Formen; bemerkenswert ist das Auftreten bei großen Formen. Zygosphen und Zygantrum zeigen ihr ursprüngliches Verhalten am Beispiel der Wirbel von

Lacertiden, Cordyliden, Zonosaurus und Saniwa, bei denen die besprochenen Gelenkflächen in etwa senkrecht zu den leicht geneigten Zygapophysenflächen stehen.

Nach HOFFSTETTER & GASC (1969) zeigen die Zygosphene oft eine intracolumnare morphologische Variation, die vom rudimentären Status in der Halsregion bis zur spezialisierten Ausbildung in der hinteren Rumpfregion reicht; im Schwanz verlöschen sie. (Beispiel: Saniwa ensidens LEIDY, 1870). Die Zygosphenbildung ist unabhängig von einer Reduktion der Gliedmaßen und der Größe der Tiere.

Das Wirbelmaterial der Guimarota ist zwar relativ zahlreich, aber sehr fragmentarisch überliefert. Die Crocodilierwirbel lassen sich allein auf Grund ihrer hellbraunen kernholzfarbenen Knochensubstanz leicht von den übrigen trennen.

Eine Anzahl Sauria-Rumpfwirbel mit erhaltenem Neuralbogen (Gui.L.161 und Gui.L.133) zeigt senkrecht zu den Zygapophysen eine sehr schöne Zygosphen-Zygantrum-Bildung und zugleich das Auftreten der beiden vorher beschriebenen Proportionsdifferenzen im selben Material. Daraus läßt sich die systematische Zusammengehörigkeit der nach dem LINDER'schen Rechenverfahren untersuchten Wirbelfragmente (Gui.L.175 und Gui.L.176) und der genannten Wirbel mit Zygosphen-Zygantrum-Gelenk (Gui.L.161 und Gui.L.133) folgern. Einige Bruchstücke (Gui.L.160) zeigen nur erste Anzeichen von akzessorischer Gelenkbildung senkrecht zu den Zygapophysen. Sie können als unmittelbar verwandt (generisch oder subgenerisch) mit den oben beschriebenen Zygosphen-Zygantrum-Formen angesehen werden.

Eine Verwischung des sagittalen Grates auf der Ventralseite mancher Wirbel hat keinen diagnostischen Wert. Bei rezenten Scincomorpha (Lacerta lepida, Chalcides chalcides) läßt sich innerhalb der thorakalen Wirbelsäule ein plötzliches Glattwerden der Ventralseite der Wirbel im Lumbalbereich bis zum zweiten Sakralwirbel beobachten, während im Gegensatz dazu bei Anguimorpha (Varanus sp., Saniwa ensidens LEIDY, 1870) der ventrale Grat über den größten Teil der thorakalen Wirbelsäule reduziert ist und gerade im Lumbalbereich wieder auftritt.

Da das Guimarota-Material zum Teil abgerollt ist und ferner sowohl die Wirbel mit ventralem Grat als auch die ventral abgerundeten dieselben Proportionsverhältnisse besitzen, läßt sich über systematische Zusammenhänge nichts aussagen.

Ein ziemlich flacher Wirbeltyp unter dem Material Gui.L.179, bei dem der vordere Abschnitt verbreitert und die Ventralseite glatt zu sein scheint, zeigt mit seinem sehr verkürzten, breiten Kondylus und einer breiten, elliptischen Wirbelgelenkgrube einen anguimorphen Habitus. Hierzu gehört auch der Wirbel Gui.L.186.

Der Besitz von sogenannten Foramina subcentralia hat keine systematische Bedeutung, wie sie HOFFSTETTER & GASC (1969) allein für Gekkonidae und Xantusiidae in Anspruch nehmen. Foramina, die meist als Paar in der Mitte des Wirbelkörpers auf beiden Seiten einer sagittalen Leiste angelegt sind, finden sich auch bei rezenten Skinken (Chalcides chalcides), bei Lacerten (Lacerta lepida) und sicher auch bei anderen Gruppen. Diese Position von Gefäßlöchern tritt ebenfalls bei zahlreichen Guimarota-Wirbeln auf.

Das Guimarota-Fundgut enthält außerdem Wirbel und Wirbelbogenfragmente mit einfachen Gelenkfortsätzen (Zygapophysen) ohne Zygosphen-Zygantrum-Bildung. Ein Großteil dieser Formen (Gui.377, Gui.L.18, Gui.L.66) gehört wahrscheinlich zu anguimorphen Taxa (vgl. Diagnose über Gui.L.179).

Als Besonderheit fällt ein Wirbeltyp von relativ zartem Bau auf (Gui.L.134, Gui.L.162, Gui.L.178). Er zeichnet sich durch eine z. T. lichtdurchlässige, gelbbraune Knochensubstanz aus. Sein Wirbelkörper ist massiv, er besitzt Foramina subcentralia und beidseitig eine lange, ventral vergrößerte Gelenkfläche für den Rippenansatz (Gui.L.162). Demnach muß die Rippe eine entsprechend längliche Artikulationsfacette besessen haben, was auf eine ursprüngliche Zweiköpfigkeit der Rippe hinweist.

Der Wirbel Gui.L.134 scheint der letzte Thorakalwirbel vor dem Beckengürtel zu sein; ihm fehlen die Gelenkköpfe für die Rippen, sein Neuralkanal hat nur ein kleines Lumen, die Präzygapophysen sind klein, die Postzygapophysen zur Gelenkung mit den vergrößerten Präzygapophysen des

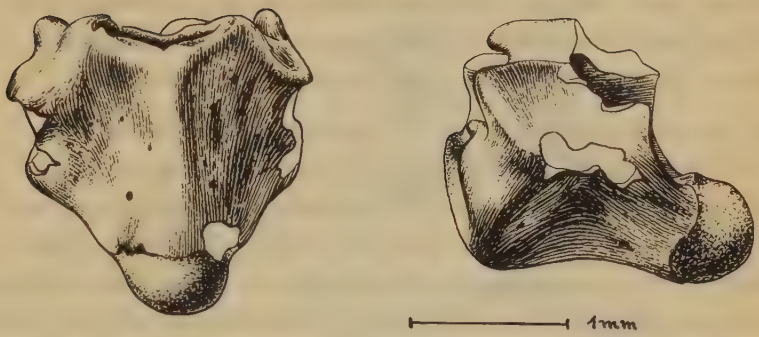


Abb. 59 Gui.L.180, Lumbalwirbel; rechts: linke Seitenansicht; links: von ventral.

Abb. 60 Gui.L.186, ein anguimorpher Thorakalwirbel von ventral.

ersten Sakralwirbels sehr groß. Sein dorsaler Dornfortsatz (Spina dorsalis) ist niedrig und stumpf; auf beiden Seiten parallel zur Spina dorsalis ist eine lateral begrenzte Furche ausgebildet, die auf die genuinen tiefen Rückenmuskeln zurückgeht. Im allgemeinen steigt der Neuralbogenfortsatz, wie es das Guimarota-Material auch zeigt, nach kaudal an.

Als ein weiterer lumbaler Wirbel muß das gut erhaltene Exemplar Gui. L.180 angesehen werden, dem jegliches Anzeichen für einen Rippenansatz fehlt und an dem stattdessen das Vorhandensein eines kleinen retroverten Querfortsatzes angedeutet ist. Der Wirbelkörper erscheint leicht verkürzt. Die Präzygapophysen sind sehr klein und in einer Weise schräg nach innen gestellt, die den Ansatz von gegenüberstehenden akzessorischen Gelenkflächen vermuten läßt. Da die Spina dorsalis sehr niedrig, der Processus transversus extrem kurz ist und sich keine Ansatzmarken für die Hypapophysen finden, scheidet eine Zuordnung dieses Wirbels zur sakralen oder kaudalen Region aus.

3) Regio sacralis

Eine Reihe von Wirbeln (Gui.168, Gui.L.76, Gui.L.124, Gui.L.181) zeichnet sich durch besondere Querfortsätze aus. In der Hals- und Rumpfwirbelsäule tragen die Lazertilier-Wirbel synapophysäre Gelenkköpfe für den Ansatz von Rippen. Im Gegensatz zu den Wirbeln der Präsakralregion, die bei einigen Gruppen bisweilen kurze Processus transversi besitzen, tragen die Wirbel der Regio sacralis verlängerte und breite Querfortsätze, die wegen ihres flügelartigen Aussehens auch Pleurapophysen genannt werden. Freie Sakralrippen fehlen den Lazertiliern. Das Becken inseriert mit den beiden Darmbeinen (Ossa ilia) direkt an den ersten beiden Wirbeln mit Pleurapophysen, die verschmolzen als Os sacrum bezeichnet werden. Das Sacrum wird nach HOFFSTETTER & GASC (1969) bei tetrapoden Formen ursprünglich vom 25. und 26. Wirbel gebildet (bei Iguanidae, Agamidae, einigen Lacertidae und Teiidae), bei Varanus sp. sind es der 30. und 31. Wirbel. Ausnahmsweise kann funktionell ein dritter Wirbel an der Sacrum-Bildung beteiligt sein, wie HOFFSTETTER & GASC (1969) bei Nephrurus sp. (Gekkonidae) und Gerrhosaurus flavigularis (Gerrhosauridae)

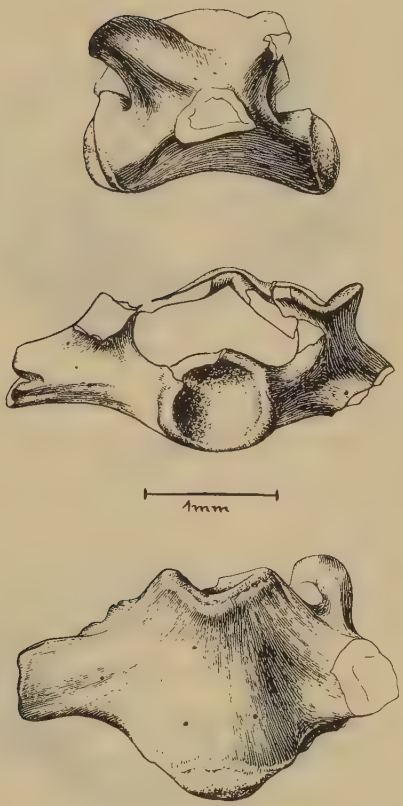


Abb. 61 Gui.168, Sakralwirbel I (s. Abb. 62)
oben: linke Seitenansicht; Mitte: von kranial; mit deutlicher Zygosphenbildung und einer Kontaktfläche für die letzte Präsakralrippe am rechten Processus transversus; unten: von ventral.

Abb. 62 Gui.168, Sakralwirbel I (s. Abb. 61)

oben: von dorsal mit Zygosphenbildung;
unten: von kaudal.

fanden. Meist sind die Wirbelkörper und -bögen der beiden Sakralwirbel miteinander verschmolzen, ebenso die Enden ihrer Pleurapophysen; es bleibt eine Öffnung zwischen den Querfortsätzen bestehen, das Foramen sacrale. Bei den meisten Teiidae, Scincidae und Gerrhosauridae ist die Größe des Sakralforamens durch eine enge Fusion der Pleurapophysen reduziert.

Im allgemeinen ist der erste Sakralwirbel kräftiger als der zweite; seine Pleurapophysen sind subzylindrisch, ausgestreckt, z. T. geneigt und bilden den größeren Anteil an der Haftfacette für das Ilium. Die Querfortsätze des zweiten Sakralwirbels sind schmächtiger und bei manchen Formen distal gegabelt; das Ilium sitzt in solchem Fall dem vorderen Gabelast an.

Die Tendenz zur Apodie wirkt auf die Position und Morphologie des Sacrums ein, indem sie mit einer Zunahme der Zahl der Präsakralwirbel und einer Reduktion des Beckens und der Extremitäten verbunden ist. Damit wird die Funktion der Pleurapophysen als Haft für die Ilia ersetzt durch eine Umbildung der Querfortsätze zum Schutz für Lymphherzen und zu deren Verbindungskanal mit dem medianen perivaskulären lymphatischen Raum. Derartige Wirbelquerfortsätze sind oft distal gegabelt und besitzen zudem ein proximales Foramen ventrale.

Die Einbeziehung des letzten Präsakralwirbels in das Sacrum ist nicht nur von Saurischiern bekannt, sondern tritt auch bei Iguaniden auf (s. REMANE, 1936). Die letzte Präsakralrippe (= Lumbalrippe) setzt bei Iguana sp. distal an das vordere Pleurapophysenende des ersten Sakralwirbels an. Dieser Habitus ist wahrscheinlich auf eine Stützfunktion des Beckens beim Anheben des Vorderkörpers und entsprechend bei arboricoler Lebensweise zurückzuführen.

Eine funktionell andere Aufgabe besitzt die letzte Präsakralrippe der Annielliden im Zusammenhang mit der starken Reduktion des Beckengürtels. Von dieser Lumbalrippe ziehen bei Anniella sp. zur lockeren ligamentösen Verbindung Fasern an das Apophysenende des ersten Sakralwirbelfortsatzes und an das stabförmige Ilium (s. GASC, 1967).

Nach den oben aufgeführten Charakteristika der Sakralwirbel von Lazertiliern ist das Exemplar Gui.168 ziemlich sicher ein erster Sakralwirbel. Seine Gestalt ist kurz und gedrungen, in die Breite gezogen und ventral abgeplattet. Der Wirbel zeichnet sich durch sehr große Präzygapophysen mit ausgeprägter Zygosphen-Bildung aus. Dadurch wird eine Versteifung des Sacrums gewährleistet, die durch eine Besonderheit verstärkt wird: auf der rechten vorderen Pleurapophysenseite findet sich terminal eine mutmaßliche Ansatzmarke mit einem lateralen Schlitz für die letzte Präsakralrippe, wie es von REMANE (1936) nach WILLISTON in der Regio sacralis beim rezenten Iguana sp. dargestellt wird. Die distal fragmentären Pleurapophysen sind subzylindrisch und retrovert, was auf eine distale größere Haftfläche für das Ilium hinweist. Auf den kaudalen Seiten der Querfortsätze befinden sich proximal je zwei Gefäßlöcher. Während die kraniale Wirbelgelenkgrube halbkugelig gestaltet ist, scheint der Kondylus eine ellipsoide Form zu haben. Das steht offenbar mit der Breite des Sacrums in Verbindung. Der Wirbelbogen ist leicht deformiert und in den Neuralkanal eingedrückt. Er ist kranial in der Mitte gering gekerbt. Die Postzygapophysen sind anscheinend ziemlich reduziert, was auf eine dichte Zusammenhaftung der beiden Sakralwirbel schließen läßt (ein scincomorpher Habitus). Anzeichen für eine Fusion mit dem zweiten Sakralwirbel sind nicht vorhanden.

Das Wirbelfragment Gui.L.181 zeigt einen breiten, nach kranial gebogenen Querfortsatz, der proximal ein deutliches Ventralforamen besitzt (zum Durchgang für Lymphgefäße nach HOFFSTETTER & GASC, 1969). Als weiteres Merkmal hat das Fundstück eine kleine Präzygapophyse mit Zygosphen-Bildung. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann es als ein zweiter Sakralwirbel angesehen werden. In seine kraniale Gelenkgrube paßt ein leicht ellipsoider Kondylus.

Der erste Wirbel nach den beiden mit den Ilia verhafteten Sakralwirbeln rechnet bereits zur Schwanzregion. Da er sich durch einige Besonderheiten auszeichnet und nicht zuletzt weil er bisweilen sakralisiert wird, ist er an dieser Stelle im Zusammenhang mit der Regio sacralis aufgeführt. Er fällt durch seine langen und breiten Querfortsätze auf, die

meist ein proximales Ventralforamen oder manchmal sogar einen Canalis transversus aufweisen, der die Pleurapophysen der Länge nach auf der Ventralseite gefurcht erscheinen läßt. Ferner ist er dadurch charakterisiert, daß ihm die der Regio caudalis eigentümlichen ventralen Hämalbögen mit ihren Ansatzmarken am Wirbelkörper fehlen. Von manchen wird dieser Wirbel auch Pygalwirbel genannt, weil er wegen seiner postsakralen Position und topographisch als Sammelstelle der hintersten Körperlymphe den Abschluß des Rumpfes bezeichnet.

Die Wirbelexemplare Gui.L.76 und Gui.L.124 tragen lange und breite Processus transversi, die bei dem Palavitpräparat Gui.76 ventral stark gefurcht sind. An ihren Wirbelbogenapophysen ist eine Zygosphen-Zygantrum-Gelenkung entwickelt. Die zygapophysealen Flächen sind im Gegensatz zu den typischen Kaudalwirbeln nicht expressiv nach innen, beziehungsweise nach außen gestellt. Die Wirbelkörperenden zeigen nichts, was auf das Vorhandensein von Hämalbögen hinweist. Diese Diagnose entspricht der eines Pygalwirbels.

Von den Formen ohne Zygosphen-Zygantrum-Bildung sind keine Sakral- und Pygalwirbel in unserem vorliegenden Fundgut vertreten, sondern nur zweite und hintere Kaudalwirbel, die im folgenden behandelt werden.

4) Regio caudalis

Die Zahl der Kaudalwirbel ist im allgemeinen größer als die aller präpygaler Wirbel. Ausnahmen hängen mit der Lokomotion und Lebensweise der betreffenden Formen zusammen. Im Guimarota-Material sind Schwanzwirbel nicht so zahlreich wie die Rumpfwirbel. Wahrscheinlich läßt sich dieser Umstand auf das Zerfallen der Wirbelsäule bei der natürlichen postmortalen Mazeration von kaudal her zurückführen.

Die Schwanzwirbel zeichnen sich durch relativ lange, gerade Querfortsätze und den Besitz von ventralen Hämalbögen aus. Diese Bögen mit paarigem Ansatz befinden sich in charakteristischer Weise intervertebral und artikulieren zugleich an zwei aufeinanderfolgenden Wirbeln. Bei Agamiden zeigt sich eine Tendenz zur Verlagerung des Ansatzes an den hinteren

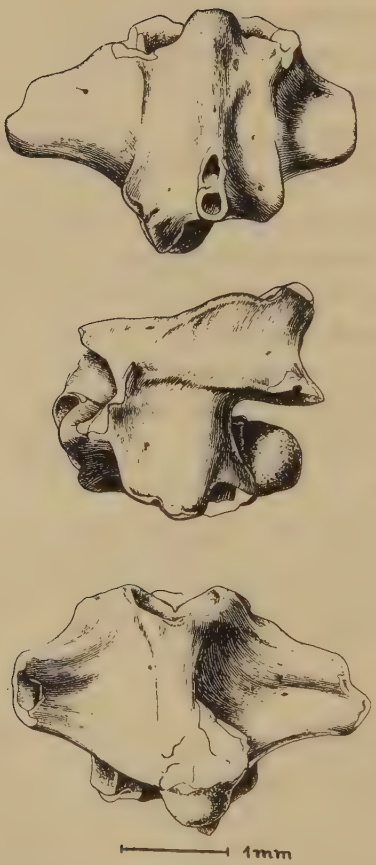


Abb. 63 Gui.L.124, Pygalwirbel
oben: von dorsal;
Mitte: linke Seitenansicht;
unten: von ventral, die Furchung der Processus transversi ist angedeutet.

Wirbel; bei Scinciden, Cordyliden und Gerrhosauriden, sowie einigen Anguimorpha (Xenosaurus und Shinisaurus) tendieren die Hämalbögen zum Ansatz unter dem Kondylus des vorausgehenden Wirbels. Bei Anguiden, Annielliden, Amphisbaeniden und Serpentes sind die Bögen mit dem Wirbelkörper verschmolzen.

Als Vertreter der Formen ohne Zygosphen-Zygantrum-Bildung besitzen wir zwei Exemplare (Gui. L. 182) von unterschiedlicher Knochenfarbe, hellweißlich und dunkel-schwärzlich. Es sind kurze, gedrungene Wirbel mit breiten Pleurapophysen. Sie unterscheiden sich in der Ausprägung ihrer Präzygapophysen und den Hämapophysenmarken. Der helle Wirbel hat sehr kleine, nicht nach innen gestellte Präzygapophysen und deutliche Kennzeichen auf dem Wirbelkörperknochen für die Hämalbogenbefestigung. Das braunschwarze Exemplar besitzt eine große, schräg nach medial gerichtete Präzygapophyse und am Wirbelkondylus, also eher intervertebral befindliche Ansatzflächen, die auf einen Hämalbogen hindeuten. Es handelt sich offenbar um zwei Wirbel der vorderen Kaudalregion.

Das Exemplar Gui. L. 200 gleicht bis in Einzelheiten dem Kaudalwirbel von Lacerta lepida, der sich unmittelbar vor den Kaudalwirbeln mit intravertebralem oder auch autotomischen Spalt befindet (d. i. bei Lacertidae etwa der siebente, bei den meisten anderen Lazertilierfamilien der fünfte Kaudalwirbel). In dieser kaudalen Wirbelsäulenregion können die Lazertilier und Rhynchocephalen bei Bedrängnis durch sogenannte Autotomie den hinteren Schwanzteil abgeben. Der procoele Wirbel Gui. L. 200 zeichnet sich durch große, schräg gestellte Zygapophysen, ferner schmale und gerade dolchartige Querfortsätze und durch eine reduzierte Spina dorsalis aus. Sein hinterer Abschnitt ist durch postmortale Deformation in der Region des potentiellen autotomischen Spalts (hier, wie es auch im allgemeinen rezent auftritt, kaudal von den Querfortsätzen) etwas in den vorderen Teil geschoben. Für ein intravertebrales Septum spricht ein kleiner sagittaler Grat auf dem vorderen Neuralbogenabschnitt, der dem hinteren gänzlich fehlt. Der hintere Teil des Neuralbogens ist abgerundet und scheint kaudal in einen kleinen, nach dorsal aufragenden Fortsatz auszulaufen. Da von Varanoidea keine Autotomie bekannt ist, gehört

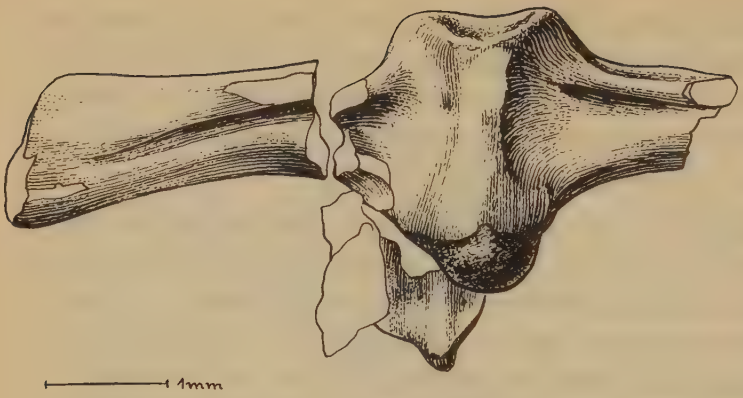


Abb. 64 Gui. L. 76, Pygalwirbel (auf Palavit befestigt), von ventral.

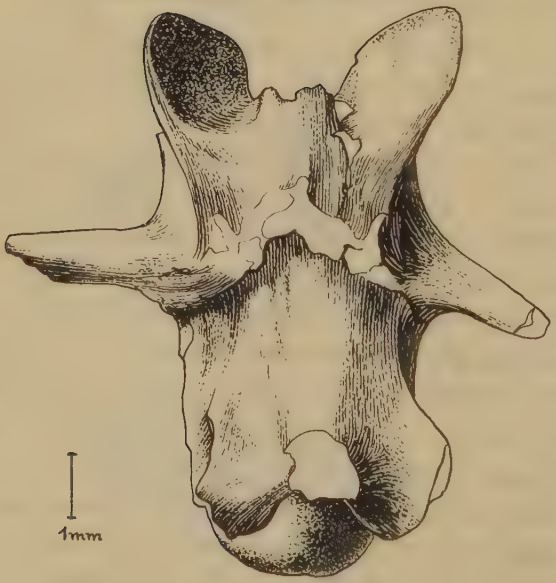


Abb. 65 Gui. L. 200, Kaudalwirbel von dorsal.

unser Exemplar zu einem nicht varanoiden Taxon. Es ist keine aquatische Form.

Die übrigen Schwanzwirbelexemplare (Gui.136) zeigen sehr massive Wirbelkörper, aber ihre Wirbelbögen und Pleurapophysen sind durchweg abgebrochen. Die Corpora zeichnen sich durch einen deutlichen ventralen Mittelsteg aus, der kaudal zu den Hämapophysenmarken zu divergieren scheint. Ein autotomisches Septum fehlt ihnen. Eine spezielle taxonomische Zuordnung dieser Fragmente ist nicht möglich.

Unser Guimarota-Fundgut erbrachte nur zwei fragmentarische Lazertilier-Hämalbögen (Gui.L.170), die wegen ihres Aussehens und ihrer Knochenfarbe vermutlich zwei verschiedenenTaxa angehören.

5) Die Rippen (Costae)

Jedes Wirbelsegment besitzt ursprünglich ein Rippenpaar. Die Rippen sind, wie bei der Darstellung der einzelnen Wirbelsäulenabschnitte anklang, regional differenziert. Sie stehen bei den Reptilien vorrangig im Dienste der Respiration, haben aber in bestimmten Skelettregionen oder bei Gliedmaßenreduktion andere oder zusätzliche wichtige Funktionen; sie stützen die Körperwand oder werden auch zur Lokomotion gebraucht.

Nach REMANE (1936) sind die Rippen der Reptilien ursprünglich in zwei bis drei hintereinanderliegende Teilstücke gegliedert: der proximale Abschnitt heißt Vertebrocostale, ein kleines Zwischenstück Intercostale und das ventrale distale Stück Sternocostale. Auf der Hinterseite des Vertebrocostale sitzt häufig ein hakenförmiger Fortsatz (Processus uncinatus), der aber den Squamaten fehlt. Die Dreiteilung der Rippe tritt auch bei Rhynchocephalia und manchen Lacertilia (Agamidae, Scincomorpha) auf.

Anstelle der ursprünglichen zweiköpfigen Rippen (dichocephal) der ancestralen Reptilien für die Gelenkung mit der Parapophyse und der Diapophyse des Wirbels haben die Lazertilier nur einköpfige (unicipital, syncephal, holocephal), da die beiden Wirbelapophysen zu einer Synapophyse verschmolzen sind. Die proximale Rippengabelung versteht sich physiolo-

gisch-funktionell als phylogenetisch primär, weil sie durch den Doppelansatz der Rippe der Trägeraufgabe stabilisierend gerecht wird. Eine Zweiköpfigkeit findet sich noch an den Halsrippen der Rhynchocephalia und bei Varanus sp. angedeutet. Die bisweilen längliche Gestalt der Sauria-Synapophyse ist Hinweis auf die primäre Dichocephalie der Reptilienrippe. Im Gegensatz zu den fossilen und rezenten Rhynchocephalia haben die Sauria keine Processus uncinati und keine flügelförmigen breiten Sternocostalia.

Die Rippen enden distal entweder frei oder bilden durch knorpelige Verbindung mit dem Sternalgebilde einen Brustkorb. Die rechten und linken poststernalen Rumpfrippen können sich ventral direkt miteinander verbinden, wie von Iguanidae, Scincidae und manchen Gekkonidae bekannt ist.

In vielen Fällen von Apodie tritt ein sogenanntes Pseudotuberculum (processus tuberculiformis) in der Nähe des Rippenkopfes auf, das nichts mit der ursprünglichen Zweiköpfigkeit der Rippe zu tun hat, sondern dem Ansatz von Intercostalmuskeln dient. Manchmal sind es sogar zwei kleine Rippenfortsätze, die sich anteroventral und posterodorsal von der Rippengelenkfacette befinden. Ihr Fehlen, beziehungsweise ihre Größe charakterisiert bei Scincoidea den Grad der Extremitätenreduktion (s. HOFFSTETTER & GASC, 1969).

Die Rippen sind verschieden lang, am kürzesten sind die ersten und letzten Rippen. Sie verlaufen schräg und ventral gerichtet, dabei zeigen sie zugleich Flächen-, Kanten- und Torsionskrümmung. Die ersten Rippen sind kurz, außerdem breiter und stärker gekrümmt als die anderen.

Das Guimarota-Material enthält proximale und distale knöcherne Rippenfragmente. Ein ursprünglicher Aufbau aus drei oder zwei Teilstücken ist nicht zu erkennen.

Es finden sich annähernd kreisrunde Rippenköpfe, die durch eine leichte Torsionskrümmung gegenüber dem übrigen Rippenkörper hervorgehoben sind (Gui.199). Außer den runden Gelenkfacetten weisen diese proximalen Rippenbruchstücke drei starke Knochengrate auf; sie scheinen nur auf der posteroventralen Seite glatt, d. h. frei von Muskelansatzmarken zu sein. Die

eminenten Rippenkanten lassen auf eine starke Intercostal- und Rippendrehermuskulatur (m. levator costae) schließen.

Im Gegensatz dazu haben alle übrigen Rippenfragmente weniger oder gar keine Muskelansatzkanten ausgebildet. Einige Proximalstücke (Gui.L.195) besitzen eine länglich ovale Gelenkfläche, die gegenüber dem Corpus costae dorsoventral verbreitert ist, sowie einen auf der Vorderseite ausgeprägten Knochenkamm.

Da die Intercostalgefäße und -nerven an der Innenfläche eines Rippenkörpers entlangziehen, bildet sich bisweilen eine seichte Rinne (Suicus costae) aus; ein Foramen nutricium liegt ebenfalls auf dieser Seite. Die Arteria subclavia als großes und wichtiges Blutgefäß für Schultergürtel und Vorderextremität schafft sich für ihren Verlauf entlang der ersten Sternalrippe eine besonders tiefe Rinne. So können die Exemplare Gui.L.79 wegen ihrer tiefen Sulci costales als Rippen im Bereich der Arteria subclavia angesehen werden. Taxonomisch sind sie vermutlich zu einem Rippentyp zu rechnen, der eher glatt und abgerundet gestaltet ist (Gui.70, Gui.78, Gui.177, Gui.187, Gui.L.21, Gui.L.78) und auf die Rippenkopfregion beschränkte Muskelansatzmarken besitzt. Auch hier kann man eine Form mit kreisrunder (Gui.L.78) und eine Form mit vertikal ovaler (Gui. 163) Gelenkfläche unterscheiden.

Sechs distale Rippenbruchstücke (Gui.L.196) stammen wegen ihrer kugeligen Knorpelenden wahrscheinlich aus der sternalen oder parasternalen Region.

Ein durch Spaltung der Guimarota-Kohle gewonnener Fund von assoziierten Elementen der Wirbelsäule (cervikal-lumbal) besitzt glatte unicipitale Rippen mit einem durch Torsionskrümmung abgesetzten, kreisrunden Caput costae (Gui.L.30). Außer einer geringen Apophysenentwicklung in Rippenkopfnähe finden sich keine Knochengrate an den Rippen.

Rippenköpfe mit kreisrunden Gelenkfacetten haben durch die Kugelgelenkung mit sphärischen Synapophysen der Wirbel eine größere bewegungsmechanische Freiheit als die ellipsoiden.

Der genannte Skelettrest Gui.L.30 deutet mit seinem relativ kurzen Femur auf eine leichte Reduktion der Hinterextremität hin (die Vorderextremitäten sind an diesem Stück nicht überliefert). Die Länge des Femurs von Gui.L.30 beträgt nur drei Thorakalwirbellängen, während die des Femurs von Lacerta lepida der vierfachen und von Varanus sp. der fünffachen Länge eines Thorakalwirbels entspricht. Die Thorakalwirbel unseres Skelettaggregates sind nicht verlängert, sondern in den Proportionen wie bei Lacerta lepida mit Zygosphen-Zygantrum-Bildung gestaltet.

Aus dieser Darstellung ergibt sich die Annahme, daß sich dieser fossile Lazertilier zusätzlich zur quadrupeden Lokomotion schlängelnd fortbewegt hat, ähnlich dem Cordyliden Chamaesaura aenea.

Den mit langen Knochenkämmen versehenen Rippen Gui.199 war wegen der zu postulierenden starken intercostalen Muskeleinheiten trotz ihrer kreisrunden proximalen Gelenkflächen keine weite Bewegung erlaubt, wie sie für den Lokomotionsmodus bei Apodie notwendig wäre, sondern die geschilderten morphologischen Gegebenheiten sind eher auf starke respiratorische Tätigkeit und ein Aufblähverhalten des Tieres zurückzuführen, das manchen Eidechsen im Erregungszustand eigentümlich ist.

"Thus the vertebral column of the Squamata is best studied as an entity without focusing on a single character. Some attempts have been made to elicit patterns by means of biometrical methods, or to characterize the functional basis of the morphological diversity."

(HOFFSTETTER & GASC, 1969)

F Die Vorderextremität

Die vorderen Gliedmaßen sind durch einen Brust-Schulter-Gürtel mit dem Rumpf gelenkig verbunden.

1) Der Schultergürtel

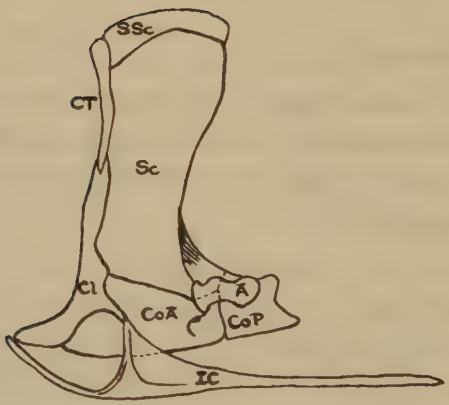
Am Aufbau des Schultergürtels sind knorpelig angelegte, sowie dermale Knochenelemente beteiligt. Ein an der Kranialseite der Scapula bei Stegocephalen, Anuren, Pelycosauriern auftretender Deckknochen, das Cleithrum, fehlt den Lepidosauriern.

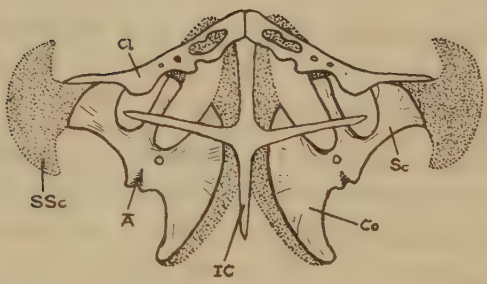
ROMER (1956) hält es für möglich, daß die Clavicula bei ancestralen Squamaten stabförmig sei, während CAMP (1923) mit guten Gründen eine stabförmige Clavicula bei Sauria als von einer medial verbreiterten Form abgeleitet ansieht. Viele Gekkota und Scincomorpha besitzen gegen die Mittellinie verbreiterte Claviculae, die bisweilen perforat sind. Eine breite Claviculafläche ist mit der Entwicklung der Befestigungsfläche für den Musculus deltoideus zu verbinden (CAMP, 1923; ROMER, 1956).

Im Falle einer annähernd stabförmigen Ausbildung bei Gekkonidae, Xantusiidae, Scincidae, Lacertidae zeigt die Claviculaform deutliche Merkmale ursprünglicher Breite und Perforation.

Da der Deltoideus ventral auf der Innenseite der Clavicula entspringt, hängt eine Perforation des Knochens mit einer steten Muskelaktion zusammen, indem bei Kontraktion durch Muskelzug am Humerus eine Tuberositas oder Apophyse und an der Clavicula durch Druck des Muskelbauches eine Knochenregression hervorgerufen wird. Eine weitere Entwicklung des Deltamuskels führt nach CAMP (1923) zur Reduktion der Clavicula, zuerst zur Haken-, schließlich zur Stabform.

Bei Anguimorpha ist die Clavicula in der Regel einfach stabförmig; nur bei Dolichosauriden und vielen Mosasauriden fehlt sie ganz. Bei Iguaniden ist sie gewöhnlich lang und einfach gestaltet, bei Chamaeleoniden ist sie zusammen mit der Interclavicula völlig reduziert. Alle tetrapoden und viele gliedmaßenlosen Scincomorpha haben eine verbreiterte Clavicula, die häufig





oben: Schema des Schultergürtels ancestraler Tetrapoden (nach ROMER, 1956, S. 299)

unten: Schultergürtel von Scincus scincus (nach EL-TOUBI, 1938, S. 30), halbschematisch

A: Artikulation für den Humerus; Cl: Clavicula; Co: Coracoid; CoA: vorderes Coracoidelement; CoP: hinteres Coracoidelement; CT: Cleithrum; IC: Interclavicula; Sc: Scapula; SSc: Suprascapularknorpel.

perforat oder auch hakenförmig sein kann. Bei den Scinciden, Cordyliden und Gerrhosauriden ist dieses Knochenelement ungewöhnlich breit und im allgemeinen durchlöchert (CAMP, 1923).

Die dermalen Elemente des Schultergürtels "niederer" Tetrapoden sind die paarigen Cleithra und Claviculae, sowie die mediale Interclavicula. Die Interclavicula der Sauria hat wegen ihrer isolierten medialen Position und ihrer zarten, schmalen Struktur nur geringe Aussicht auf fossile Überlieferung. Im Guimarota-Material liegt kein vergleichbares Element vor.

Das auf Palavit fixierte Exemplar Gui.L.198 ist mit großer Wahrscheinlichkeit eine scincomorphe medial verbreiterte rechte Clavicula. Sie entspricht den von CAMP (1923) dargestellten Verhältnissen bei Scincomorpha. Die fossile Clavicula liegt auf unserem Präparat postmortal offenbar neben einem schlecht erhaltenen langgezogenen Sternalgerüst, das bei der Bergung des Fundstückes nur als Abdruck vorlag. Es wurde 1961 an Ort und Stelle in Portugal, wie zahlreiche andere Funde in Kohlebrocken, mittels Palavit konserviert und in Berlin am Lehrstuhl für Paläontologie als Kunststoffpositiv freigelegt. Die offensichtliche Engständigkeit der vermuteten paarigen Sternocostalelemente kann als eine Parasternumbildung erklärt werden. Eine abdominale Fortsetzung des eigentlichen Sternalgebildes, das sogenannte Parasternum, ist typisch für arboricole wie für wühlende Lazertilier (s. SIEBENROCK, 1895; CAMP, 1923).

Nach HOFFSTETTER (1964) besitzen die meisten rezenten Lazertilier ein koossifiziertes Scapulo-Coracoid. Die Sutur zwischen diesen beiden ursprünglichen Elementen persistiert bei Agamidae, Chamaeleonidae, Varanidae, Helodermatidae, Dolichosauridae, Aigialosauridae und Mosasauridae. Sie tritt ferner auf bei juvenilen Teiidae und Anguidae, sowie beim Skink Riopa fernandi. Die Selbständigkeit und Nichtdurchlöcherung von Scapula und Coracoid können als ursprüngliche Verhältnisse angesehen werden.

Das Fundstück Gui.188 ist eine rechte fragmentäre Scapula, die der eines rezenten Varanus sp. ähnelt. Die fossile Scapula ist kurz und zeigt keine Anzeichen einer lateralen Fenestration, wie sie bei den meisten der be-

Abb. 68 Gui. 188, anguimorphe Scapula.

Abb. 69 Gui. L. 198, rechte Clavicula, medial verbreitert.

kannten Lazertilier auftritt. Neben kleinen Foramina nutricia, die am Außenrand liegen, ist ein größeres Scapularforamen vorhanden, das auf der oberen Innenfläche der Scapula und nach medial gerichtet liegt. Die scapulo-coracoide Sutur verläuft geradlinig. Wegen der gleichen Proportionen ist die Zugehörigkeit dieser Scapula zu einem varanoiden Taxon sehr wahrscheinlich. Weitere Schultergürtelelemente sind nicht gefunden worden.

2) Humerus

Die Lazertilier zeigen Unterschiede im Bau der Skelettelemente der Vorderextremität. Die Modifikationen der Skeletteile nehmen in distaler Richtung zu (GEGENBAUR, 1898).

Bei den ursprünglichen Reptilien hat der Humerus noch eine schiefe Lage zum Erdboden und zeigt eine Torsionskrümmung, die die distalen Gelenkflächen des Humerus in die geeignete Position für die Artikulation mit den unteren Vordergliedmaßen bringt. Mit dem phylogenetisch zunehmenden Abheben des Körpers vom Boden und der Tendenz, letztlich die Extremitäten zur Stütze unter den Körper zu bringen, gelangt der Humerus in Streckstellung, und die Torsionskrümmung unterbleibt (NAUCK, 1938).

Der Humerus der Sauria ist ein langer, wenig gekrümmter Röhrenknochen, der an seinen beiden Enden verbreitert ist. An seinem Proximalende finden sich zwei Muskelhöcker, das Tuberculum mediale (= ulnare oder minus) und das größere Tuberculum laterale (= radiale oder maius). Der laterale Fortsatz ist charakteristisch nach außen und unten gerichtet. Zwischen beiden Fortsätzen befindet sich auf der Beugeseite die sogenannte Fossa intertubercularis oder bicipitalis; hier inseriert der Musculus latissimus dorsi. Das Caput humeri ist als schmaler länglicher Proximalwulst ausgebildet.

Am relativ breiten distalen Ende des Humerus liegen der Condylus radialis (Capitellum) und der breitere Condylus ulnaris (Trochlea) in direkter Berührung aneinander; mit ihnen artikulieren sowohl Radius als auch Ulna (BRONN & HOFFMANN, 1890; NAUCK, 1938). Die entsprechenden Knochen-

flanken der Condyli heißen Epicondylus ulnaris (medialis) und Epicondylus radialis (lateralis). Der erstere ist stets sehr groß und wird an seiner Basis bei Cotylosauria, Mesosauria, Proganochelydia, Rhynchocephalia, Araeoscelidia, Sauropterygia, Placodontia, Pelycosauria und Mammalia vom Canalis nervi mediani (= entepicondyloideus) durchsetzt (WETTSTEIN, 1931; NAUCK, 1938). Die ziemlich große Öffnung dafür an der Beugeseite des Humerus (Foramen entepicondyloideum oder supracondyloideum mediale) liegt in der Fossa supratrochlearis (cubitalis anterior). Der Epicondylus radialis dagegen wird nur bei Chelonia, Rhynchocephalia, Lacertilia s. l., Araeoscelidia, Thecodontia, Pelycosauria und rudimentär beim australischen Laufvogel Casuarius vom Canalis nervi radialis (Foramen ectepicondyloideum oder supracondyloideum laterale) durchbohrt (WETTSTEIN, 1931). Beide Kanäle zugleich sollen nur bei Rhynchocephalia, Araeoscelidia und Edaphosauria (Pelycosauria) vorhanden sein; sie treten zusammen mit einer distalen Verbreiterung des Humerus auf. Eine Fossa olecrani fehlt den ancestralen Reptilien und den Lazertiliern.

Aus den lithographischen Kalken des Obermalm (Kimmeridge-Portland-Grenze) von Painten bei Kelheim/Franken ist ein Reptilfund bekannt, der von manchen Autoren (WAGNER, 1852; MEYER, 1860; BROILI, 1925) als Rhynchocephale, von anderen (HUENE, 1952; HOFFSTETTER, 1953, 1955, 1964; COCUDE-MICHEL, 1963) als Lazertilier beschrieben wird. Das Exemplar lag auf einer Haupt- und einer Gegenplatte vor und befand sich im Besitz des Apothekers Mack (später Bürgermeister von Reichenhall). Während die Hauptplatte heute verschollen ist, wurde die Gegenplatte vom Institut für Paläontologie und Geologie in München (Nr. 1873-III) erworben. Die Darstellungen des Fundes als Lazertilier an Hand der Gegenplatte von COCUDE-MICHEL (1963) und HOFFSTETTER (1964) waren nicht überzeugend genug, um ohne Fragezeichen von TATARINOV (1964), ROMER (1966), KUHN (1966) akzeptiert zu werden. In der Literatur erscheint der Fund als Homoeosaurus macrodactylus WAGNER, 1852 oder Bavarisaurus macrodactylus (WAGNER, 1852). Eine Streptostylie des Quadratums und eine Pleurodontie der Kieferbezahnung, die an einem Schädelabdruck mit wenigen kleinen Knochensplittern erkannt sein wollen, als einzigen triftigen Beweis

für die Lazertiliernatur des Objekts zu nennen, erscheint mehr als fragwürdig. Für unsere Betrachtung ist nur die Angabe eines Foramen entepicondyloideum im Humerus interessant (COCUDE-MICHEL, 1963; HOFFSTETTER, 1964). COCUDE-MICHEL (1963) führt in der Abbildung des Humerus von Bavarisaurus ein For. entepicondyloideum auf, beschreibt aber im Text: "Le foramen ectépicondylien est seul présent." Ferner stellt die genannte Abbildung ein vollständig erhaltenes Distalende des rechten Humerus dar, obwohl schon WAGNER (1852) und MEYER (1860) einen Ausbruch am Epicondylus ulnaris dexter bemerkt haben. Auch HOFFSTETTER (1964) weist auf diese beiden Fehler von COCUDE-MICHEL (1963) hin. Nach HOFFSTETTER (1964) ist dagegen das Distalende des linken Humerus von Bavarisaurus macrodactylus (WAGNER, 1852) vollständig erhalten; es zeigt nur ein Grübchen (offenbar ein Foramen nutricium) auf der Beugeseite (= Ventralseite) des Epicondylus ulnaris sinister. Ein For. ectepicondyloideum soll ebenfalls nicht vorhanden sein, was von mir aber an Hand von Photographien des Objektes bezweifelt wird. Wichtig ist die Darstellung einer ausgeprägten Fossa supratrochlearis, die sowohl von COCUDE-MICHEL (1963) als auch von HOFFSTETTER (1964) gebracht wird. Die Fossa supratrochlearis ist auf Grund des Befundes bei rezenten Lacerten mit einer nach proximal gerichteten Gefäßöffnung assoziiert. Ihr Vorhandensein ist entweder bisher übersehen oder es ist ihm keine Bedeutung beigemessen worden. In der Literatur findet sich nur bei ROMER (1956) eine Abbildung eines Lazertilier-Humerus mit Fossa supratrochlearis und Foramen nutricium. Bei anderen Autoren lassen sich diese anatomischen Verhältnisse nur erahnen. Am Humerus von Varanus sp. sind Fossa und Foramen sehr schwach entwickelt, deutlich ausgeprägt hingegen bei Lacerta lepida.

Alle Lacertilia-Humeri aus der Grube Guimarota besitzen ein For. ectepicondyloideum und eine deutliche Fossa supratrochlearis, deren Öffnung dem Eintritt eines Blutgefäßes gedient haben muß, da auf der Streckseite (= Dorsalseite) kein Loch für einen Durchgang des Nervus medianus zu finden ist.

Für Homoeosaurus oder Bavarisaurus macrodactylus wäre zu prüfen, ob

die Fossa supratrochlearis der Humeri eine Öffnung für einen Canalis entepicondyloideus besitzt oder nicht. Dazu müßte der Fund entweder geröntgt oder besser auf Kunststoffmatrix fixiert durch Ätzen mit Essigsäure (KÜHNE, 1961a) präpariert werden, um eine Dorsalansicht der Humeri zu erhalten. Da in der Genus-Diagnose des Rhynchocephalen Homoeosaurus das Fehlen eines For. entepicondyloideum aufgenommen ist (MÜLLER, 1968), stellt es kein Kriterium für einen Vergleich von Homoeosauriden und Lazertiliern dar. Hier soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß eine Fossa supratrochlearis am Humerus von Lepidosauriern (s. Champsosaurus und Hescheleria bei PEYER, 1936; Scincus bei EL-TOUBI, 1938; Sauranodon bei HUENE, 1952) stets mehr oder weniger markant ausgebildet ist und daß in ihr bei Rhynchocephalen und verschiedenen anderen Gruppen (s. oben) der Canalis nervi mediani seinen Ausgang nimmt. Beim Therapsiden Oligokyphus zum Beispiel liegt das For. entepicondyloideum nicht in der Fossa supratrochlearis, sondern ulnar benachbart.

Wir wollen daher festlegen, daß unter einem For. entepicondyloideum in der Fossa supratrochlearis eine Austrittsöffnung für den Nervus medianus zu verstehen ist. Jede andere Öffnung in der interepicondylaren Fossa ohne ein zweites korrespondierendes Foramen auf der Dorsalseite des Humerus ist anders zu bezeichnen, um Verwechslungen auszuräumen.

Im Lazertilierfundgut der Guimarota dominiert bei weitem ein Humerustyp, der durch eine charakteristische Form seines Distalabschnittes auffällt. Der Epicondylus ulnaris steht in starkem Winkel zum Humerusschaft und reicht relativ weit nach medial. Gegenüber dieser starken medialen Verbreiterung weitet sich das Distalende des Humerus nach lateral nur wenig zum Epicondylus radialis aus. Doch ist der Epicondylus radialis nach außen gebogen, um den Nervus radialis aufzunehmen. Der N. radialis tritt auf der Flexorenseite dicht lateral neben dem Capitellum aus.

Das auf Palavit befestigte Exemplar Gui.L.47 zeigt seine gut erhaltene Dorsalseite, an der nur der distale kondylare Teil brüchig geworden ist.

Medial von der proximalen Artikulationsfläche ist ein wohlentwickeltes Tuberculum minus zu sehen, an dem nach ROMER (1956) der Musculus subcoracoscapularis befestigt ist. Unterhalb des Tuberculum minus befindet sich offenbar ein Foramen nutricium, das ich auch an rezenten Lazertiliern stets an dieser Stelle beobachten konnte. Der Humeruskopf besitzt lateral eine langgezogene, bogenförmige Kante für den Ansatz der Mm. pectoralis und deltoideus. Der Streckmuskel der Vorderextremität wird an der dorsalen Basis des großen proximalen Gelenkwulstes befestigt gewesen sein. Eine Tuberositas für die Befestigung der carpalen Extensoren befindet sich unterhalb des dorsalen Foramen nervi radialis am Epicondylus radialis; die Flexoren des Vorderfußes nehmen am Epicondylus ulnaris ihren Ursprung. Der linke Humerus Gui.L.47 entspricht dem Typ, der am häufigsten im Guimarota-Material vertreten ist. Dazu gehören ferner Gui.181, Gui.L.128, Gui.L.146, Gui.L.187. Die Anzahl der rechten und linken isolierten Humerusfragmente ist gleich (14 : 14). Von den rezenten und fossilen Varanoidea besitzt nur Saniwa ensidens LEIDY, 1870 einen vergleichbar ähnlichen Humerus mit einem deutlich winkelig abgesetzten Epicondylus ulnaris. Wegen der auffälligen Breite des Epicondylus ulnaris nehme ich eine breite Insertionsfläche für die Flexoren der unteren Vorderextremität an. Diese Vermutung liegt nahe, wenn man bedenkt, daß der M. flexor carpi ulnaris vom Epicondylus ulnaris humeri ausgehend auf der medialen Seite der Ulna und am Os pisiforme inseriert; der Muskel abduziert den "Unterarm", gleichzeitig streckt er die "Hand". Ähnlich wirkt der M. extensor carpi ulnaris, der als Strecker des Carpus am distalen Ende der Ulna, am Os pisiforme und am Os metacarpale V inseriert. Er entspringt am Epicondylus radialis, an dem sich bei unserem Stück Gui.L.47 eine deutliche Tuberositas zeigt. Schreibt man dem Tier als Lokomotionsmodus heftige Trittbewegungen mit pendelndem Körper zu, muß man einen kräftigen M. flexor carpi ulnaris postulieren. Das ist für Saniwa ensidens gut denkbar, wenn man sich die Rekonstruktion dieses Lazertiliers betrachtet (s. GILMORE, 1928).

Wenn es sich demnach bei einem breiten Epicondylus ulnaris um einen

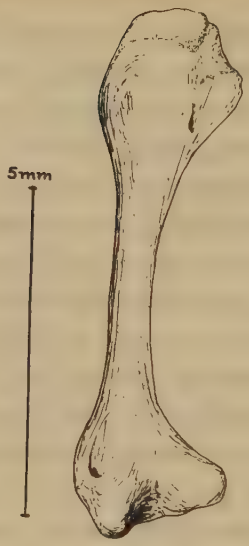


Abb. 70 Gui. L. 47, linker Humerus von hinten, mit Foramen ectepicondyloideum.

Abb. 71 Gui. L. 145, Distalende eines linken Humerus.

funktionsmorphologischen Habitus zu handeln scheint, ist er für eine taxonomische Diagnose ungeeignet.

Eine Besonderheit stellen drei Humerus-Distalenden (Gui.L.145) dar. Sie zeichnen sich durch einen lateralen, saumartig abgesetzten Grat am Epicondylus radialis aus; ferner haben beide Condyli eine sphärische Gestalt, während der Condylus radialis (Capitellum) bei anderen Lazertiliern im allgemeinen ellipsoid geformt ist. Als weiteres Charakteristikum besitzt dieser Humerustyp einen eminenten Epicondylus ulnaris mit annähernd rechtwinkeligen Kanten. Der laterale distale Grat am Humerus dient der Befestigung für den M. extensor antebrachii radialis und wird als ein ancestrales Merkmal der Lepidosauria angesehen (WETTSTEIN, 1931; ROMER 1956). Dieser Muskel des Vorderfußes soll sich bei Eosuchia, Rhynchocephalia und Chelonia aus drei Teilen (M. supinator, Mm. extensor carpi radialis longus et brevis) zusammensetzen, bei Lacertilia aber nur zwei- oder sogar nur einteilig sein (M. supinator + M. extensor carpi radialis caput longum et caput breve). Seine Kontraktion bewirkt eine Adduktion der unteren Vorderextremität und eine Extension des Carpus (WETTSTEIN, 1931). Wir können diese aktualistischen Vorstellungen auf unsere Exemplare Gui.L.145 übertragen und auf Grund der beschriebenen morphologischen Verhältnisse der Epicondyli eine intensive Wechselwirkung von Abduktion und Adduktion des "Unterarmes" annehmen. Da nach WETTSTEIN (1931) der M. supinator an der lateralen, der M. extensor carpi radialis an der distalen Fläche des Epicondylus radialis entspringt, deutet die Crista supinatoris an unseren Guimarota-Humerusfragmenten zumindest auf eine Zweiteilung des M. extensor antebrachii radialis, d. h. auf eine ursprüngliche Eigenschaft hin. Wir können die Exemplare Gui.L.145 einem eolacertiformen Taxon zuschreiben.

Einen ebenfalls stark ausgeprägten Supinatorgrat besitzt der Anguide Glyptosaurus sylvestris MARSH, 1871 (s. GILMORE, 1928); aber im Gegensatz zu den genannten Guimarota-Formen ist dessen Epicondylus ulnaris als relativ unauffällige Verbreiterung des distalen Humerusschaftes entwickelt. Die Größe von Glyptosaurus spricht für eine funktionsmorphologisch zu erwartende Bildung eines Grates für den Extensor antebrachii

radialis.

Da an den Extremitätenknochen vor allem die funktionelle Differenzierung zum Ausdruck kommt, sind Aussagen über die systematische Zugehörigkeit mit Vorbehalt zu werten.

Ein anderer Humerustyp (Gui.L.86, Gui.L.127 und Gui.L.201) von Guimarota-Lazertiliern zeichnet sich durch ein stämmiges Mittelstück aus, das sich mit einer gewissen Torsion zum Distalende verbreitert. Das proximale Caput humeri ist zwar deutlich abgesetzt, aber nicht sehr breit. Es zeigt ein wenig entwickeltes Tuberculum minus, doch einen ausgeprägten deltopectoralen, lateralen Knochenkamm. Da diese Humerusfragmente relativ klein und wenig differenziert sind, können sie einem Lazertilier mit Tendenz zur Gliedmaßenreduktion angehört haben (dieser Typ ist durch den scincomorphen Skelettrest Gui.L.30 repräsentiert).

Bei den Exemplaren Gui.L.81, Gui.L.108, Gui.L.129 handelt es sich um Fragmente ziemlich großer und kräftiger Humeri. Das Fundstück Gui.L.81 (auf Palavit befestigt) zeigt in Dorsalansicht das Vorhandensein einer langen Ansatzkante für den Pectoralis und Deltoideus am Caput humeri; dies wäre charakteristisch für Sauria. Aber eine Zugehörigkeit zu den Guimarota-Lazertiliern kann nur vermutet werden, da das indikative Foramen ectepicondyloideum nicht deutlich zu erkennen ist (s. Gui.L.129).

Die vier Exemplare Gui.L.203 entsprechen in ihrem Habitus dem Humerus von Lacertiden. Die Knochenenden sind deutlich verbreitert, aber nicht winkelig abgesetzt. Die Region des Tuberculum minus weitet sich proximal als medial gerichteter Bogen aus. Eine Fossa supratrochlearis mit augenfälligem Foramen nutricium ist vorhanden. Wir können diesen Humerustyp einem scincomorphen Taxon zurechnen. Hierzu gehört wahrscheinlich auch das Exemplar Gui.L.214.

3) Radius und Ulna

Die proximale Gelenkfläche des Radius der Sauria bildet eine ovale Konkavität, durch die dem Condylus radialis (Capitellum) humeri eine gewisse Rotationsbewegung gestattet ist. Das distale Ende des Radius ist etwas breiter, abgeflacht und ebenfalls oval. Charakteristisch ist ein Processus styloideus radii, der die distale Gelenkfläche halbmondförmig gestaltet. Diese Gelenkfläche ist der Artikulation mit dem Os scaphoideum (Radiale) angepaßt; in diesem Gelenk ist nur eine sehr geringe Bewegung möglich.

Die Ulna hat als besondere proximale Bildung ein verlängertes Kopfstück, das Olecranon. Die Gelenkfläche des Olecranons artikuliert mit dem trochlearen Kondylus des Humerus; sie wird als Cavitas oder Incisura sigmoidea (= trochlearis) bezeichnet. Der M. triceps brachii inseriert als Extensor des Ellenbogengelenkes an der Spitze des Olecranons. In seine Endsehne ist bei rezenten Lazertiliern bisweilen ein Knorpel- oder Knochenstück eingeschaltet, die Patella ulnaris (BRONN & HOFFMANN, 1890; ROMER, 1956). Die Hauptbewegung der Ulna gegen den Radius ist ein Ein- und Auswärtsdrehen. Das Distalende der Ulna besitzt einen abgerundeten Gelenkkopf für die Artikulation mit dem Os triquetrum (Ulnare), dem Os lunatum (Intermedium) und dem Os pisiforme. Ein Processus styloideus ulnae ist nicht ausgebildet.

Radius und Ulna bilden an ihrer proximalen Berührungsstelle (Incisura radialis ulnae) entsprechende Gelenkflächen.

Der Radius ist in unserem Fundmaterial nur mit drei isolierten Distalenden (Gui.L.171 und Gui.L.229) vertreten. Es handelt sich um distale Fragmente, und zwar bei Gui.L.171 von zwei rechten Radii, weil bei ihnen der Processus styloideus in Dorsalansicht (konvexe Knochenseite) auf der rechten Außenseite liegt, wenn das Distalende dem Betrachter zugewandt ist. Die ventrale Distalregion des Radius ist abgeflacht (ebenso wie sein ulnares Proximalende); die entsprechende Abflachung auf einer Seite zeigen beide Bruchstücke. Gui.L.229 ist sehr wahrscheinlich das Distalende eines linken Radius.

Von der Ulna der Guimarota-Lazertilier besitzen wir zwei rechte (Gui.L.4)

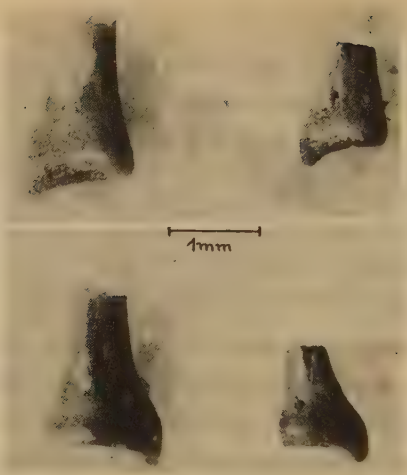


Abb. 72 Gui.L.171, Distalenden zweier rechter Radii mit Processus styloideus.

Abb. 73 Gui.L.4, Proximalabschnitt einer rechten Ulna
links: Facies lateralis;
rechts: Facies radialis.

und drei linke (Gui.L.205) Proximalhälften. Im Gegensatz zum relativ schlanken Olecranon ulnae von Varanus sp. ist das knöcherne Olecranon unserer Exemplare auf der Außenseite sehr kräftig ausgebildet und die Spitze des Olecranons stumpf abgerundet. Diese Verhältnisse finden sich auch bei der Ulna von Lacerta lepida. Zugleich ist die Cavitas radialis ulnae (die senkrecht zur Cavitas sigmoidea steht) nicht vornehmlich marginal wie bei Varanus sp., sondern mehr gegen die Olecranon-Mitte entwickelt; an dieser Stelle ist die Gelenkfläche durch eine Kante begrenzt. Die Cavitas trochlearis ist etwas nach außen geneigt. Unterhalb des Olecranons hat die Ulna auf der Außenseite eine schwache Konkavität, die in die beiden subparallelen Knochenkanten ausläuft.

Die Ausprägung des Olecranons erlaubt im Hinblick auf unser Fundgut die systematische Zuordnung unserer Ulnae zu den nicht varanoiden Lazertiliern. Das gilt auch für das distale Ulnafragment Gui.L.205. Dagegen gleicht das Exemplar Gui.L.221 dem Distalende der Ulna von Varaniden.

4) Die Handwurzel (Carpus)

Der Carpus der nicht spezialisierten Lazertilier besteht gewöhnlich aus neun kleinen Knochen, in proximaler Reihe: aus dem Radiale (Scaphoid), Os centrale, Ulnare (Triquetrum), Os pisiforme und in distaler Reihe: aus den Ossa carpalia I-V. Als zehnter Knochen tritt bei den Lazertiliern bisweilen rudimentär zwischen Radiale und Ulnare das sogenannte Os intermedium auf (Lacerta, Tupinambis, Ameiva, Teius, Tiliqua, Eumeces, Xantusia, Gerrhonotus, Zonurus, Varanus, Heloderma), das bei Rhynchocephalen immer vorhanden ist.

Dadurch daß von distal her das Os centrale zwischen Radiale und Ulnare eingeschoben ist, sind diese beiden Knochen stets voneinander getrennt (BRONN & HOFFMANN, 1890; GEGENBAUR, 1898). Diese Modifikation des Centrale gilt als charakteristisch für Lazertilier (ROMER, 1956).

Von den Handwurzelknochen (Ossa carpi) der Guimarota-Lacertilia liegt uns nur ein Os centrale vor (Gui.L.122), das im Vergleich mit dem

Carpus von Lacerta lepida und Varanus sp. als ein rechtes Exemplar bestimmt werden konnte. Die palmare Fläche des fossilen Centrale besitzt ein Foramen nutricium; diese Fläche läuft proximal mit einer charakteristischen Neigung in einem spitzen Winkel aus, indem Scaphoid und Triquetrum an das Centrale angrenzen.

Da die Ausbildung der Flächen allein zwischen rechten und linken Carpusknochen eines Tieres in Grenzen leicht variiert, ist keine taxonomische Aussage möglich.

5) Metacarpus

Auf einem kleinen Kohlebrocken (Gui. L. 215) findet sich ein an den Enden fragmentärer Röhrenknochen (vermutlich eine Ulna ?). Er ist vergesellschaftet mit zwei sehr kleinen versprengten Röhrenknochen und bruchstückhaften procoelen Wirbeln. Das eine gut erhaltene, zylindrische Knöchelchen ist achsensymmetrisch gebaut und besitzt ein nach beiden Seiten verbreitertes distales Gelenk, das wegen seiner Symmetrie auf ein Os metacarpale IV schließen läßt. Die lateralen Ausbuchtungen für die Artikulation mit der Gelenkrolle der proximalen Phalange IV sind deutlich zu erkennen (phalangeales Sattelgelenk; SIEBENROCK, 1894). Im Gegensatz zum annähernd symmetrischen Os metatarsale IV bei tetrapoden Lazertiliern ist das metacarpale Exemplar Gui. L. 215 relativ kurz, sowie proximal wenig verbreitert und kaum abgeflacht. Bei Lazertiliern mit beginnender Gliedmaßenreduktion sind die Verhältnisse im Metacarpus und Metatarsus annähernd gleich. Wenn das Stück Gui. L. 215 zum Skelett Gui. L. 30 gehört, ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um ein Metatarsale IV handeln kann.

G Die Hinterextremität

Adäquat zur Vorderextremität ist die Hinterextremität durch den Beckengürtel mit dem Rumpf verbunden. Der Beckengürtel ist dorsal durch eine Haft am Sacrum geschlossen.

1) Der Beckengürtel

Im Gegensatz zum Schultergürtel entsteht der Beckengürtel rein endochondral; die knorpeligen Anlagen verknöchern im Laufe der Ontogenese. Der Beckengürtel besteht auf jeder Körperseite aus drei Knochen, die zu einer Gelenkpfanne (Acetabulum) für das Femur zusammenstoßen, dem Os pubis, Os ischii und Os ilium. Sind diese Knochen miteinander koossifiziert, spricht man von einem Hüftbein (Os coxae) und unterscheidet eine Pars pubica, Pars ischiadica und Pars iliaca.

Die Pars pubica nimmt den vorderen ventralen Teil des Acetabulums ein, die Pars ischiadica den hinteren ventralen. Den dorsalen Teil des Beckengürtels bildet das Ilium bzw. die Pars iliaca.

Bei den Lazertiliern läuft der Nervus obturatorius immer durch ein eigenes Loch (For. obturatorium oder diazonale) vor dem Acetabulum im Os pubis aus der Beckenhöhle zu den Adduktoren. Kranial vom Foramen obturatorium befindet sich ein kleiner, seitwärts nach unten gerichteter Fortsatz, das Tuberculum pubis oder Praepubis. Beide Ossa pubis bilden in der Medianlinie die Symphysis pubica; an ihr inseriert im allgemeinen eine straffe Sehne (Ligamentum medianum pelvis), die von der Symphyse der beiden Ossa ischii ausgeht. Das Ligament kann verknorpeln oder verknöchern, wie bei Varanus sp.. Es begrenzt zusammen mit dem Os pubis und Os ischii das ziemlich breite Foramen pubo-ischiadicum (= cordiforme). Bei vielen Lazertiliern ist die Symphysis ischiadica kaudal durch einen bindegewebigen Auswuchs verlängert, der zu einem sogenannten Os hypoischium oder cloacae ossifiziert sein kann. Bei Gerrhosauriden ist das Hypoischium hinten gegabelt (s. BRONN & HOFFMANN, 1890; NAUCK, 1938).

Als Gesamteindruck scheint bei Lazertiliern die ganze ventrale Beckenhälfte im Vergleich zum kräftigen Os ilium (bzw. Pars iliaca) eher etwas rückge-

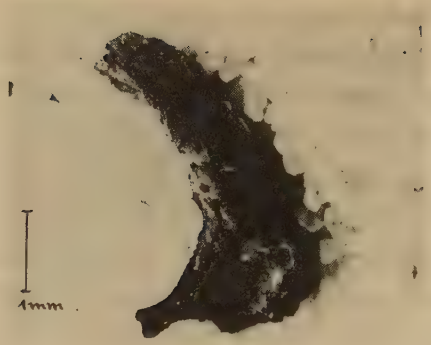


Abb. 74 Gui.169, Acetabulum und Pars iliaca eines rechten Beckens.

Abb. 75 Beckengürtel von Lacerta muralis von lateral (rechte Körperseite)
Ac: Acetabulum; Il: Ilium;
Is: Ischium; Lig.Il.Is: Ligamentum ilio-ischiadicum; Lig.P.Is: Ligamentum pubo-ischiadicum;
P: Pubis; P l p: Processus lateralis pubis (nach ROMER, 1942, S. 265).

bildet zu sein. Die Ilia der Lazertilier erstrecken sich in kaudaler Richtung; sie haben häufig dorsal vom Acetabulum einen scharfen Vorsprung (Spina iliaca) ausgebildet.

Das Guimarota-Material weist 22 rechte und 16 linke Beckenfragmente auf, von denen die Ilia am häufigsten vertreten sind. Die drei Elemente sind meist miteinander verschmolzen. Einige isolierte Bruchstücke (Gui. L. 211) zeigen eine suturale Verbindung an.

Stück Gui. L. 60 stellt eine linke Beckenpfanne mit den drei Knochenelementen dar, die an den Enden abgebrochen sind. Die Pars pubica ist breit und weist ein ziemlich großes Foramen obturatorium auf. Ein kräftiger, nach der Seite gerichteter Processus praepubicus (Praepubis) ist vorhanden. Die Pars ischiadica scheint ebenfalls verbreitert zu sein und kaudal ein Tuber ischii zu besitzen. Das Ilium ragt charakteristisch, schwach nach hinten gekrümmt nach dorsal.

Anscheinend genauso gebaut ist das Exemplar Gui. L. 95, dessen Pars iliaca eine deutlich abgesetzte Spina iliaca anterior zeigt, auf die beim Becken Gui. L. 60 nur aus der kranial zum Acetabulum stehenden Vorderkante des Ilium geschlossen werden kann. Bei den meisten übrigen Ilia-Exemplaren ist die Spina iliaca kaum hervorgehoben und meist nur auf der Externseite (Facies acetabuli) der Pars iliaca erkennbar (Gui. L. 80, Gui. L. 85, Gui. L. 144, Gui. L. 211) wie beim rezenten Chalcides chalcides.

Diese hochgestreckte und schwach nach hinten gekrümmte Gestalt des Ilium ist auch von Pygopodiden (Flossenfüße) bekannt, doch sind bei diesen Formen die Pars pubica und Pars ischiadica bis auf den Acetabulumanteil reduziert (s. GASC, 1967). Ebenso sind bei Anguis fragilis wegen der Reduktion der Gliedmaßen die ventralen Beckenanteile rückgebildet, während die verkürzte Pars iliaca ziemlich gestreckt zum Sacrum aufragt (s. HERTER, 1960). Sphenodon punctatus besitzt ein breites, direkt dorsal und nur schwach kaudalwärts gerichtetes Ilium und als tetrapode Form einen wohlentwickelten ventralen Beckengürtel (s. WETTSTEIN, 1931).

Bei Agamiden, Varaniden und tetrapoden Anguiden verläuft die distale Pars iliaca nur in einem Winkel von 5 - 10° zur Körperachse geneigt, während

sie bei Gekkoniden im Winkel von 30°, bei Scincomorpha im Winkel von ca. 45° und bei Sphenodon mit ca. 70° aufragt.

NAUCK (1938) weist darauf hin, daß durch ein stark kaudalwärts gerichtetes Ilium bei Lazertiliern eine Spina iliaca herausgehoben wird und zugleich das Acetabulum nahe an die Wirbelsäule gelangt, "was für die Übertragung der Gliedmaßenstöße auf den Rumpf und für die Ausbildung der Symphyse bedeutsam wird." WETTSTEIN (1931) betrachtet ebenfalls diese Verhältnisse (er gibt die Komplementwinkel an) und leitet davon die schwerfällige, langsame Bewegungsweise von Sphenodon ab.

Unsere Exemplare Gui.L.60 und Gui.L.95 können wir wegen der ausgeprägten Spina iliaca und der nach rückwärts weisenden Pars iliaca einem tetrapoden anguimorphen Taxon zuordnen, dessen Vorhandensein im Guimarota-Material bereits durch andere Knochenelemente belegt ist.

Die Mehrzahl der übrigen Beckenknochen bilden die anfänglich gestreckt und bis ungefähr 45° geneigt nach dorsal gerichteten Ilia; sie gehören mit großer Wahrscheinlichkeit zu scincomorphen Taxa (Gui.169, Gui.L.80, Gui.L.85, Gui.L.212).

Es ist möglich, daß einzelne Fragmente (Gui.L.144 und Gui.L.211) von eolacertiformen Exemplaren stammen.

Die Entwicklung der Beckenknochen der Lacertilia sensu lato geht offenbar von plattigen Elementen bei ursprünglichen Formen, - wie beim triassischen Macrocnemus bassanii NOPCSA, 1930 (s. PEYER, 1937), Tanystropheus longobardicus (BASSANI, 1886) und den Claraziiden - , bis zur spangenartigen Auflösung bei rezenten tetrapoden Lazertiliern und Reduktion bei den gliedmaßenlosen Squamaten. Der aquatische Askeptosaurus italicus NOPCSA, 1925 (s. KUHN-SCHNYDER, 1952) aus der Trias der Tessiner Kalkalpen hat diesbezüglich eine "frühe" Spezialisation erfahren.

2) Femur

Der Gelenkkopf des Femurs ist bei Lazertiliern entsprechend der ovalen Form des Acetabulums charakteristisch gebogen und weist mit seiner Krümmung in vivo nach vorn. Das Femur ist durch ein Kapselband mit

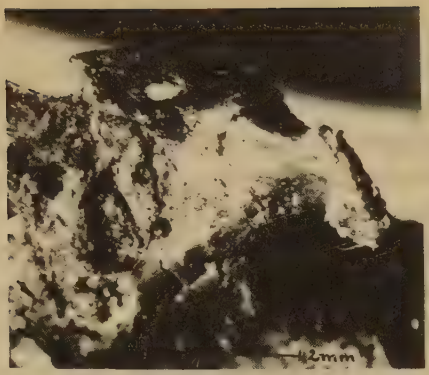


Abb. 76 Gui. L. 85, rechter Beckengürtel von visceral. Die Pars pubica besitzt ein relativ großes Foramen obturatorium.

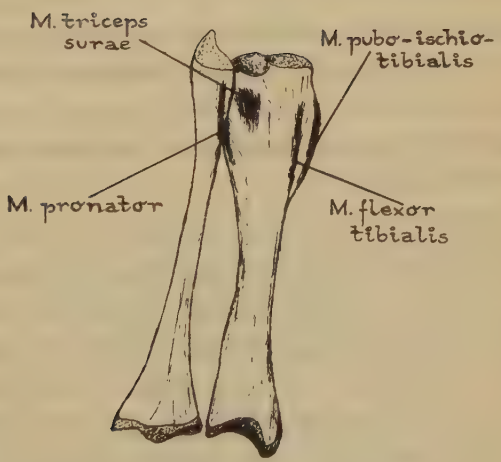


Abb. 77 Die Flexorenseite von Tibia und Fibula eines scincomorphen Lazertiliers (halbschematisch).

dem Becken in der Pfanne verbunden (BRONN & HOFFMANN, 1890). Ein proximaler, kammartiger Knochenvorsprung, der ventral vom Caput femoris auftritt, stellt eine Muskelapophyse dar, den inneren Rollhügel oder Trochanter internus (medius oder tibialis). Er ist kräftig entwickelt und steht senkrecht zum mehr proximal gelegenen Gelenkkopf; dadurch ist die Fossa trochanterica reduziert (ROMER, 1956). Auf der posterodorsalen Oberfläche nahe dem Caput femoris ist bei manchen Lazertiliern ein Tuber vorhanden, das im Zusammenhang mit der Anheftung des Musc. iliofemoralis steht (Trochanter externus, posterior oder fibularis). Nach SIEBENROCK (1895) und NAUCK (1938) sollen bei Lacertidae drei, bei Agamidae zwei Trochanteren vorhanden sein. Die beiden bei Lacertidae und Agamidae immer ausgebildeten Trochanteren sind nach SIEBENROCK (1895) der Trochanter internus und ein kleiner Trochanter anterior.

Dagegen fehlt bei Varaniden der Trochanter anterior, während ein schwach entwickelter Trochanter posterior (fibularis) vorhanden ist.
Bei Sphenodon fehlt der fibulare Trochanter.

Longitudinale Marken auf der Vorderseite, Facies anterior femoris, indizieren den Ansatz des M. puboischiofemoralis internus; ein bisweilen auftretender Grat (= Linea pectinea), der distal vom inneren Trochanter eine kurze Distanz entlangzieht, dient dem Ansatz des Adduktor femoris (s. ROMER, 1956).

Eine Linea aspera als distale Fortsetzung der Linea pectinea ist bisher bei Lepidosauriern nicht beobachtet worden; am Femur Gui.L.120 des Guimarota-Lazertiliermaterials ist sie vorhanden. Bei den Lazertiliern ist kein vierter Trochanter für die Anheftung der caudofemoralen Muskulatur nachgewiesen. Bei Lazertiliern mit rudimentären hinteren Gliedmaßen (wie Chalcides tridactylus) zeigt das Femur anstelle der Trochanteren nur gewisse Rauhigkeiten (BRONN & HOFFMANN, 1890).

Das distale Femurende besitzt zwei Conyli, die sehr unterschiedlich entwickelt sind. Der Condylus tibialis besteht aus zwei verschiedenen großen Gelenkwülsten; sie sind durch eine intrakondylare Furche getrennt, deren

Ausprägung auch auf den distalen Knochenschaft übergeht. Damit sind für die Artikulation mit der Tibia zwei Flächen vorhanden. Die Fibula dagegen artikuliert mit ihrer kleinen Facette an einem Vorsprung (= Condylus fibularis), der dorsokaudal am hinteren Distalende des Femurs gelegen ist. Durch diese Anordnung liegt das femoro-fibulare Gelenk proximaler als das femoro-tibiale (s. WETTSTEIN, 1931).

Die sehr kleine Patella der Lazertilier ist in die Quadricepssehne eingewachsen.

Das Verhältnis der bestimmbaren Femurfragmente des Guimarota-Materials von rechter und linker Körperseite ist gleich (6 : 6).

Auf Palavit fixiert liegt ein rechtes Femur (Gui.L.120) vor, dessen Tibialseite frei-präpariert ist. Distal von einem wohlentwickelten, aber fragmentären Trochanter internus ist eine lineare Rauhigkeit (linea aspera) auf dem Knochenschaft erkennbar. Es ist ferner eine relativ tiefe Fossa intertrochanterica posterior ausgebildet. Der Condylus tibialis am Distalende des Femurs ist lateroventral deutlich hervorgehoben.

Ein zweites Femur-Exemplar (Gui.L.209) auf Palavit entspricht dem geschilderten Habitus des Femurs Gui.L.120. Am Übergang des Trochanter internus in den distalen Femurschaft zeigt sich eine tuberkelartige Verdickung des Trochanters, die mit dem Ansatz der Adduktorengruppe des "Oberschenkels" in Zusammenhang zu bringen ist. Als Hauptadduktor des Femurs fungieren nach WETTSTEIN (1931) zwei Muskeln, der M. caudofemoralis und der M. puboischiotrochantericus. Der M. caudofemoralis (= Retractor dorsalis) entspringt bei Sphenodon an den Proximalenden der Querfortsätze und den Seitenflächen der Hämapophysen der ersten 8 - 9 Schwanzwirbel. Er inseriert nach Konvergenz des Muskelfächers mit einer dicken Endsehne distal vom Trochanter internus. "Knapp vor diesem Ansatz sendet der Muskel einen schmalen Sehnenstrang distalwärts, der längs des Femurs verläuft und an der lateralen Seite des Epicondylus fibularis femoris inseriert" (WETTSTEIN, 1931). Dieser Muskel bewirkt zugleich eine Adduktion und Rotation des Femurs (dorsale Retraktion). Als tiefliegender, autochthoner Beckenmuskel zieht der M. puboischiotrochanteri-

cus (= M. obturator externus) von der Ventralfläche des Beckens an den Trochanter internus, an dem er proximal vom M. caudofemoralis ansetzt. Er wirkt als kräftiger Adduktor (s. WETTSTEIN, 1931).

Als wichtiger Hilfsmuskel des M. caudofemoralis ist für unsere Betrachtung der M. caudo-ilio-femoralis (bei manchen Autoren auch M. piriformis) zu nennen. Dieser Muskel entspringt entweder ganz vom Ilium (wie beim Chamaeleon) oder nur teilweise und dann zusätzlich von den Querfortsätzen der beiden Sakral- und der ersten Kaudalwirbel. Nach der Darstellung von RIBBING (1938) scheint der Caudo-ilio-femoralis bei Gekkonidae (Uromastix) "von ein paar Caudal- und Sacralwirbeln zu entspringen." Bei Sphenodon soll er nur von den beiden Sakralwirbeln ausgehen. So unterschiedlich wie sein Ursprung ist auch seine Ansatzstelle. Der M. caudo-ilio-femoralis inseriert meist am Femur zusammen mit dem M. caudofemoralis, mit dem er verwachsen sein kann, und zwar bei Sphenodon an der Hinterfläche des Femurs und mit einer Sehne distal neben dem Trochanter internus. Mitunter verwächst er auch mit dem M. retractor ventralis, der sekundär dorsal vom M. caudofemoralis an einigen vorderen Kaudalwirbeln entspringt und zum Ligamentum ilio-ischiadicum zieht. Das hängt offenbar mit der entwicklungsgeschichtlichen Wanderung des M. retractor ventralis nach dorsal zusammen: bei Heloderma entspringt ein Muskel vom Lig. ilio-ischiadicum, der sich mit einem anderen von einem Kaudalwirbel kommenden Muskel zum M. piriformis vereinigt (RIBBING, 1938).

Wir können aus dieser Darlegung folgern, daß die distale tuberkelartige Verdickung am Trochanter internus von Gui.L.209 von einem der genannten Adduktoren hervorgerufen worden ist. Wahrscheinlich ist dafür der M. caudo-iliofemoralis verantwortlich, der zwischen den beiden Hauptadduktoren gelegen ist.

Ein derartiges Tuberculum am Trochanter internus ist nur bei Scincomorpha nachgewiesen (Lacerta, Scincus, Chalcides).

Die oben beschriebenen Verhältnisse finden sich auch bei vier proximalen Femurfragmenten (Gui.L.199). An diesen Stücken läßt sich ein weiteres, stärker ausgeprägtes Tuberculum feststellen, das auf der Vorderseite des Femurs zwischen Caput femoris und Trochanter internus auftritt. Mit gros-

ser Wahrscheinlichkeit ist diese sphärische Apophyse auf den Ansatz der Endsehne des M. caudofemoralis (retractor dorsalis) zurückzuführen. Offenbar handelt es sich hier um den von SIEBENROCK (1894, 1895) bei Lacertidae und Agamidae beobachteten Trochanter anterior. Er ist ebenfalls bei Chalcides vorhanden. Proximal von diesem Tuberculum befindet sich unterhalb des Caput femoris ein Foramen nutricium. Diese vier Femora scheinen sehr schlank und in der proximalen Hälfte an den Seiten abgeflacht, dorsoventral dilatiert zu sein. Zu diesem Lazertiliertyp ist wohl auch das Exemplar Gui.L.218 zu rechnen.

Die morphologischen Besonderheiten dieser Femora im Zusammenhang mit einer kräftigen dorsalen Retraktion der Hinterextremität fügen sich in das Bild, das für den Bewegungsmodus der Vorderextremität eines bestimmten Guimarota-Lazertiliers entworfen wurde (s. Kapitel Humerus).

Der Fund Gui.L.30 weist mit einem stabförmigen kleinen Femur auf die Zugehörigkeit zu einem Lazertiliertyp mit in der Rückbildung begriffener Hinterextremität hin.

Das Exemplar Gui.193 zeigt die distale Hälfte eines linken Femurs von der dem Körper des Tieres zugewandten Seite. Dieses Femur ist relativ groß und besitzt eine Trochlea femoris, die der von Varanus sp. und Saniwa ensidens LEIDY, 1870 gleicht. Der fibulare Gelenkanteil ist fragmentarisch. Vermutlich gehört dieser Knochen zu einem varanoiden Taxon. Das rechte Femur Gui.GE.16 und das linke Femur Gui.L.71 sind relativ lange Knochen mit nur kurzem Trochanter internus. Eine Linea aspera ist nicht entwickelt. Die Zusammengehörigkeit mit Gui. 193 zu Vertretern der Varanoidea ist denkbar.

3) Tibia und Fibula

Der "Unterschenkel" (auch Crus genannt) der Lazertilier besteht aus dem kräftigen anteroventralen Schienbein (Tibia) und dem schmächtigen, langen posterodorsalen Wadenbein (Fibula). An ihren Enden stehen beide Knochen zusammen, proximal sind sie sogar gelenkig verbunden. Ihre medialen Diaphysen sind durch ein sogenanntes Spatium interosseum voneinander

getrennt.

Die Tibia ist proximal breit und distal schmal. Die breite proximale Gelenkfläche der Tibia weist für die Gelenkung mit der Trochlea femoris zwei durch eine sagittale Furche getrennte Areae auf. Die anterodorsale Seite der Tibia zeigt manchmal (wie bei Lacerta) proximal eine Tuberositas (Insertion des M. extensor quadriceps). Bei Varanus sp. ist sie nicht hervorgehoben. An dieser Stelle kann auch als ursprüngliches Merkmal ein longitudinaler Grat ("cnemial crest") auftreten, der gleichfalls auf den Ansatz des Musc. extensor quadriceps femoris zurückzuführen ist (ROMER, 1956). Die innere Seite der Tibia zeigt proximal die Ansatzstelle des Caput tibiale vom Musc. triceps surae (= gastrocnemius, WETTSTEIN, 1931). Die apophysäre Wölbung seitlich davon wird vom M. flexor tibialis hervorgerufen; sie verleiht dem Proximalende einen dreieckigen Querschnitt. Der als Flexor der Tibia und als Adduktor des ganzen Beines wirkende M. pubo-ischiotibialis inseriert an der antero-ventralen Seite des Proximalendes der Tibia (WETTSTEIN, 1931). Die der Fibula zugewandte proximale Kante der Tibia hat wohl dem Ansatz eines M. fibulo-tibialis superior (= proximale Lage des M. pronator profundus) gedient. Das stabförmige Distalende der Tibia artikuliert mit einer konkaven Gelenkfläche mit dem Astragalo-Fibulare des Tarsus. Es besitzt andeutungsweise einen Malleolus anterior (= externus, SIEBENROCK, 1894).

Die Fibula ist der dünnere, aber längere Knochen des "Unterschenkels"; sie hat ein schlankes Proximal- und ein verbreitertes, dreieckiges Distalende. Die Verdrängung der Fibula von der Gelenkung mit dem Femur ist nicht ganz vollzogen: der proximal aufragende Apex capitis fibulae artikuliert posterodorsal mit dem Femur. Bei Sphenodon und einigen Lazertiliern ist das distale äußerste Ende der Fibula als hakenförmiger Fortsatz (Malleolus posterior) für die gelenkige Verbindung mit dem fibularen Tarsus entwickelt. Zwischen den Artikulationsstellen des Femurs mit der Tibia und Fibula liegen Knöchelchen, die Ossicula interarticularia. An der Tibia bei Gekkoniden, Agamiden, Lacertiden und Varaniden sind es 4-5, bei Scinciden, Cordyliden und Gerrhosauriden 7 - 8 (SIEBENROCK, 1895; WELLBORN, 1933). Zwischen Fibula und Femur ist es ein Sesamoid-

Knorpel oder Knöchelchen, die Parafibula nach ROMER (1956). Die genannten Knöchelchen des Tibiagelenkes sind in zwei knorpelige Menisci eingebettet, die zum Ausgleich der Inkongruenz der tibialen Gelenkflächen auf der Streck- und Beugeseite eingeschaltet sind.

Eine gut erhaltene linke Tibia (Gui.L.90) von 53 mm Länge zeigt dem Betrachter die in vivo des Tieres zugewandte Seite. Die anteroventrale Seite des Proximalendes besitzt einen äußeren Grat für den Ansatz des M. pubo-ischio-tibialis und distal davon eine zweite, mediale Apophyse für den Ansatz des M. flexor tibialis. Auf der gegenüberliegenden, fibularen Seite der Tibia ist ein kleiner Gelenkwulst für die Artikulation mit dem Caput fibulae zu sehen. Distal davon weist eine Einbuchtung des Knochens auf den Ursprung und die Zugwirkung des M. triceps surae. Die Zweiteilung der tibialen Gelenkfläche für die Trochlea femoris ist angedeutet. Das Distalende ist nach innen vorgewölbt; das läßt auf ein sattelartiges Tarsalgelenk schließen. Ein Malleolus anterior war vermutlich vorhanden; an dieser Stelle hat das Distalende der Tibia eine Bruchfläche. In der Ausbildung der apophysären und artikularen Eigenarten kommt die Tibia Gui.L.90 der von Lacerta lepida am nächsten.

Der Röhrenknochen Gui.L.208 ist zwar an den Enden fragmentär, er besitzt aber ein deutliches rüsselartiges, konkaves Distalende. Mit großer Wahrscheinlichkeit zeigt das auf Palavit befestigte Exemplar die fibulare Seite einer Tibia. Danach handelt es sich um eine linke Tibia eines Lazertiliers.

Eine proximale Tibiahälfte und eine mediale Tibiadiaphyse - Gui.L.207 - gehören wahrscheinlich zur taxonomischen Verwandtschaft von Gui.L.90. Es sind an beiden Proximalenden die gleichen Apophysen, Wölbungen und Ausbuchtungen vorhanden. Eine Felderung des Tibialgelenkes in zwei Areae entsprechend der Trochlea femoris ist am proximalen Fragment Gui.L.207 nicht erkennbar. Dieses Stück zeigt aber auf der anterodorsalen Seite einen breiten Sulcus, der wahrscheinlich auf den M. tibialis anticus (WETTSTEIN, 1931) zurückzuführen ist. Randlich daneben ist ein Knochenkamm ausgebildet, der wohl mit dem "cnemial crest" (ROMER,

1956) der ancestralen Reptilien zu homologisieren ist. Diese marginale Apophyse tritt bei rezenten Scincomorpha deutlich hervor. Sie ist dem Ansatz des Extensor quadriceps femoris zuzuschreiben. Ihr ventraler Wulst hat dem Ansatz des M. pubo-ischio-tibialis gedient.

Von der Fibula besitzen wir an isolierten Bruchstücken nur zwei distale Enden (Gui.L.216). Die proximalen Stücke sind stabförmig und haben eine annähernd kreisrunde Gelenkfläche, die an der Außenseite zu einem schwachen proximalen Apex capitis fibulae für die Gelenkung mit dem Femur aufragt. Ein Kontakt zur Tibia ist erkennbar. Das kleinere Element unterscheidet sich durch eine Gratbildung auf der inneren, ventralen Seite des Knochens (Ursprung des M. flexor primordialis communis nach WETTSTEIN, 1931) und durch eine andere Knochenfarbe. Dieses Stück gehört zu einer linken Körperseite, das zweite Proximalende zu einer rechten.

Die beiden Distalenden sind charakteristisch zum Tarsalgelenk erweitert und ventral dreieckig gestaltet. Die breitere Gelenkhälfte liegt medial zur Tibia gewandt. Ein lateraler Malleolus posterior ist nicht vorhanden. Das kleinere Exemplar gehört zu einer rechten Fibula, das größere vermutlich zu einer linken. Beim letzteren Stück ist eine marginale Apophyse ausgebildet, die wahrscheinlich dem Caput femorale des M. triceps surae (= Gastrocnemius) zum Ansatz gedient hat. Das distale Fibulaende ist leicht mit dem Proximalende des Metatarsale II zu verwechseln. Die Exemplare Gui.95, Gui.176, Gui.L.210 und Gui.L.217 werden als fragliche Fibulae betrachtet; sie sind an den Enden fragmentarisch.

4) Tarsus und Metatarsus

Im untersuchten Guimarota-Material ist kein Tarsalelement vertreten. Da sich bei der künstlichen Mazeration von Varanus sp. der Tarsus (das Astragalo-fibulare, Os cuboideum und ein benachbartes zweites, kleines Os tarsale) zusammenhängend isolieren ließ, kann man annehmen, daß auch beim natürlichen postmortalen Zerfall der terminalen Glieder der assoziierte Tarsus leicht verlustig geht.

Das Exemplar Gui.L.191 ist sehr wahrscheinlich ein linkes Os metatarsale V.

Bei Lazertiliern ist das Metatarsale V proximal mit einem breitflächigen Fortsatz zum Tarsus abgewinkelt, da es entwicklungsgeschichtlich mit einem fibularen Os tarsale verschmolzen ist; es ist der kürzeste Metatarsalknochen.

Auf der proximalen Plantarseite des Stückes Gui.L.191 hat der M. abductor digiti V (nach SCHAEFFER, 1941) eine Knochendelle und einen Insertionskamm am Außenrand des Knochens geschaffen. Die am Innenrand gelegene Apophyse (Processus hamatus, SCHAEFFER. 1941) für den Ansatz des Caput fibulare (= femorale) des Gastrocnemius ist fragmentär. Die entgegengesetzte, dorsale Seite ist schwach konkav gewölbt und zeigt Foramina nutricia, sowie Muskelmarken von Extensoren.

Es sind mehrere isolierte Fragmente von Metacarpalia bzw. Metatarsalia aus der Guimarota vorhanden (Gui.L.222). Die fast symmetrischen Endstücke können dem entsprechenden Knochen des Digitus IV der Vorder- oder Hinterextremität zugeordnet werden.

5) Die Phalangen -

Da kein assoziierter Fund vorliegt, kann keine Phalangenformel angegeben werden. Als isolierte Stücke sind relativ lange Phalanges proximales (Gui.L.224), mittellange Ph. mediales proximales (Gui.L.225) und kurze, kräftige Ph. mediales distales (Gui.L.226) vorhanden. Die Zugehörigkeit zu den Lazertiliern kann ich nicht beweisen, weil die Reptilien gleichgebaute Phalangen besitzen, ferner weil die vorliegenden Elemente durch Aufbereitung von Kohlematerial isoliert gewonnen wurden. Die Stücke Gui.L.223 und Gui.L.224 dürften auf Grund ihrer Größenordnung, Knochenfarbe und einer betont konischen Form der längeren Phalangen, die typisch für Lazertilier ist, den Guimarota-Lazertiliern zugerechnet werden.

Adäquat zu den zahlreichen Röhrenphalangen besteht die gleiche Schwierigkeit, aus der Fülle und Diversität der klauentragenden Endphalangen im Guimarota-Fundgut die Phalanges distales der Lazertilier zu bestimmen.

Wie BROILI (1926) und KÜHNE (1956) schon dargestellt haben, besitzt die Endphalange der tetrapoden Lazertilier einen kräftigen und dicken Proximalabschnitt. Er ist aber bei Lazertiliern nicht so lang wie bei Oligokyphus (s. KÜHNE, 1956). Die terminalen Phalangen (Gui. L. 159, Gui, L. 227 und Gui. L. 228), die den Guimarota-Lazertiliern zugeordnet werden, lassen sich mit denen von Lacerta lepida und Varanus sp. vergleichen, sogar mit denen von Chalcides chalcides, bei dem sie an den in der Reduktion begriffenen Gliedmaßen ebenso gebaut sind. Ein dorsaler, nach proximal reichender Gelenkfortsatz (Insertion des Extensors der Endphalange) und eine kräftige ventrale Apophyse hängen mit einer starken Flexionsbewegung der Klaue zusammen (Gui. L. 159). Das entspricht dem aus der Osteologie der proximalen Extremität abgeleiteten Modus einer heftigen Trittbewegung (ein Schreiten nach BROILI, 1926). Leichte Asymmetrien der Endphalangen sind auf die Zugehörigkeit zu den verschiedenen seitlichen Gliedstrahlen zurückzuführen.

Die klauentragenden Endphalangen sind abwärts gekrümmt und terminal zugespitzt. Auf ihrer Ventralseite (plantar) befindet sich zwischen Sattelgelenk und Flexorapophyse eine Öffnung (Foramen nutricium). Die Seitenflächen sind distal abgeflacht. Die vorgestellten Endphalangen der Guimarota-Lazertilier gehören sehr wahrscheinlich verschiedenen Taxa an.

6) Das Knochengewebe

Die histologische Untersuchung eines Radius (Gui. L. 229) und einer vermutlichen Ulna (Gui. L. 215) aus dem Guimarota-Lazertiliermaterial zeigt die Existenz zahlreicher Knochenzellenhohlräume im Knochen. Das Lumen der Zellen ist relativ groß, schlitzförmig bis oval und besitzt dendritische Fortsätze. Die Knochenzellen treten auch im peripheren Knochenbereich an der Cortexoberfläche auf. Ein HAVERS' sches System konnte nicht festgestellt werden.

Dieselben Beobachtungen habe ich an der Ulna von Lacerta lepida (junges Individuum) und am Femur von Chalcides chalcides gemacht.

Für die Lepidosauria stellt ENLOW (1969) fest: "cortical bone is

characterized by an almost total lack of vascular canals." Dieses Postulat läßt sich an unserem Guimarota-Material schwer prüfen, weil die sehr großen Knochenzellen im Schnitt nicht immer von vascularen Primärkanälen unterschieden werden können. Es läßt sich sagen, wenn Primärkanäle vorhanden sind, so kann es sich nur um eine kleine Anzahl handeln. Die Primärkanäle sind vermutlich mit den VOLKMANN'schen Kanälen zu homologisieren.

H Hautverknöcherungen

Der Name Squamata für Lacertilia und Ophidia (Serpentes) geht auf ihre Körperbeschuppung zurück. Vor allem bei Scincomorpha und Anguimorpha tritt eine Hautverknöcherung auf, die am Schädel vieler Scincomorpha (Xantusiidae, Lacertidae und Cordylidae, incl. Gerrhosauridae) sogar zum sekundären Verschluß der oberen Temporalöffnung geführt hat.

Die Scincomorpha haben zusammengesetzte Hautverknöcherungen (= Osteodermen), bei den Anguimorpha sind es einfache Knochenschuppen (HOFFSTETTER, 1962c).

Im Guimarota-Material finden sich zahlreiche Osteodermen, die zusammengesetzt, also scincomorph sind. Bemerkenswert ist, daß kein Stück einen abgesetzten, glatten Imbrikationsrand besitzt, wie ihn HOFFSTETTER (1967) an Osteoskuten, die er dem scincomorphen Lazertilier "Paramacellodus oweni" zuschreibt, dargestellt hat. Diese Osteoskuten von Swanage sind offenbar einfach gebaut und gehören wahrscheinlich eher zum anguimorphen Dorsetisaurus.

Verschiedene Osteodermen von Guimarota-Lazertiliern sind auf ihrer Oberseite dachartig gewinkelt, dagegen innen glatt und nur wenig konkav. Diese Exemplare waren sicher Bestandteil der Rückensquamation. An einigen Stücken (s. Gui.L.37) sind Anzeichen für eine rechteckige Form vorhanden. Die Knochenschuppe Gui.180 zeigt einen queren Randwulst und gehört offenbar zu einem dermal ossifizierten Nackenring. Das Exemplar Gui.L.241 ist das einzige Stück, das mit einer besonderen Kantenbildung auf die Imbrikation der Osteodermen hinweist.

Die osteodermale Squamation prägt sich mitunter den Schädelknochen auf und verleiht ihnen eine charakteristische Skulptur, wie an manchen Maxillaria (Gui.L.34), Präfrontalia (Gui.157), Frontalia (Gui.L.235) und Parietalia (Gui.170) zu sehen ist.

I Summary

By the management of Professor Dr. W. G. Kühne, Lehrstuhl für Paläontologie, Freie Universität Berlin, the little coal-mine Guimarota at Leiria (Middle-Portugal) yielded a rich vertebrate fauna consisting of Mammalia and abundant skeletal elements of fishes, amphibians and reptiles. The lacertilians are described with regard to the important indication of terrestrial synecologic life with the upper-jurassic mammals.

Nine species are represented, partially very numerous specimens of certain types. The hitherto known lizards from other localities of the Upper-Jurassic are compared.

The Lacertilia of the Guimarota are recorded by cranial and post-cranial bones often fragmented.

The lacertilian fauna of the Portuguese Kimmeridgian is composed of three systematic groups: Eolacertilia, Scincomorpha, Anguimorpha. The anguimorphian taxa are the rarest component. The plenty of eolacertimorphian dentaries from the Guimarota-coal refers to the phylogenetic connection with the upper-triassic Kuehneosauridae. The new family Cteniogenyidae is proposed for non-specialized Eolacertilia. The Scincomorpha demonstrate different types: there are species with modificated teeth, with beginning reduction of the extremities and with development of a vertebral zygosphene-zygantrum articulation.

Two nova genera, seven novae species and two novae subspecies are established consciously of the dictum "entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem" (William of Occam, 1290-1349).

I Zusammenfassung

Unter der Leitung von Professor Dr. W. G. Kühne vom Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität Berlin sind aus der Kohlengrube Guimarota bei Leiria (Mittelportugal) Säugetiere von Kimmeridge-Alter gewonnen worden. Die Begleitfauna enthält zahlreiche Kleinreptilfragmente. In der vorliegenden Arbeit werden die Lazertilier behandelt, die als terrestrische Formen wegen der Biocoenose mit den Mammaliern wichtige ökologische Aussagen geben.

Es liegen neun Lazertilierarten vor, die zum Teil sehr individuenreich vertreten sind. Zum Vergleich werden die bisher bekanntgewordenen oberjurassischen Funde anderer Lokalitäten vorgeführt.

Die Lacertilia der Guimarota sind durch Schädelknochen und postkraniale Skeletteile belegt, die detailliert beschrieben werden.

Die Lazertilierfauna des Kimmeridge von Mittelportugal setzt sich aus drei systematischen Komponenten zusammen: Eolacertilia, Scincomorpha und Anguimorpha. Die anguimorphen Taxa sind repräsentativ in der Minderheit. Durch die zahlreich vorhandenen eolacertiformen Kieferreste ist erstmals der Nachweis von engen Verwandten der obertriassischen Kuehneosauriden im Oberen Jura erbracht. Als Bezeichnung für unspezialisierte Eolacertilia wird die neue Familie Cteniogenyidae vorgeschlagen. Bei den Scincomorpha zeigen sich verschiedene Spezialisierungen: es gibt Formen mit modifizierten Zähnen, mit beginnender Reduktion der Extremitäten und mit einer Zygosphen-Zygantrum-Entwicklung an den Wirbeln.

Die Aufstellung zweier neuer Genera, sieben neuer Spezies und zweier neuer Subspezies erfolgt in Anlehnung an das Diktum von Wilhelm von Ockham (1290-1349) "entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem".

Skelettelement	Anzahl im Körper	Anzahl im Guimarota-Material	Ratio = Individuen
KIEFERHÄLFTEN (excl. ARTICULARE)	4	520	130
ARTICULARE	2	46	23
QUADRATUM	2	45	22, 5
SQUAMOSUM	2	7	3, 5
PTERYGOIDEUM	2	53	26, 5
BASIOCCIPITALE	1	2	2
SUPRAOCCIPITALE	1	1	1
PARIETALE	1	48	48
FRONTALE	2	160	80
PRÄFRONTALE	2	2	1
NASALE	2	2	1
JUGALE	2	30	15
PRÄSAKRALWIRBEL	ca. 26	230	8, 8
SCAPULO-CORACOID	2	2	1
CLAVICULA	2	1	0, 5
STERNALGERÜST	1	1	1
HUMERUS	2	48	24
RADIUS	2	4	2
ULNA	2	7	3, 5
ACETABULUM	2	38	19
FEMUR	2	13	6, 5
TIBIA	2	5	2, 5
FIBULA	2	2	1

Das Verhältnis der Mandibeln zu Maxillen beträgt 4, 5 : 1.

Die Belegstücke werden unter der angegebenen Bezeichnung bis auf weiteres am Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität Berlin aufbewahrt. Eine spätere Überführung in die Sammlung der Serviços Geologicos de Portugal, Lissabon ist vorgesehen; derselben Institution sind die Typexemplare der übrigen Guimarota-Faunen zugedacht.

J Literaturverzeichnis

AUFFENBERG, W.: (1956) Additional records of Pleistocene lizards from Florida.- Quart.Journ. Florida Acad.Sci., 19 (2-3), S. 157-167, 3 Abb.

BARBOUR, Th. & STETSON, H.C. (1929): The Squamation of Homoeosaurus.- Bull. of the Mus. of Comp.Zoology, Harvard College, Vol. 69, No. 4, S. 99-104, 1 Taf.

BARROWS, S. & SMITH, H. (1947): The skeleton of the lizard Xenosaurus grandis.- Univ. of Kansas Sci. Bull. 31, Lawrence, Kans., S. 227-281, 6 Taf.

BELITZ, H.J. (1960): Die Anwendung statistischer Methoden in der Biologie.- Der Mathematikunterricht, H. 3/60, S. 83-103 mit mathemat. Tafelwerk

BELLAIRS, A. d'A. (1949): Observations on the cranial anatomy of Anniella, and a comparison with that of other burrowing lizards.- Proc. Zool. Soc. London, Vol. 119, Part 4, S. 887-904, 6 Abb., 1 Taf.

BLESSIG, E. (1885): Halswirbelsäule der Lacerta vivipara Jacq.- Inaugural-Diss. der Kaiserl.Univ. Dorpat, 26 S., 1 Taf.

BOVERI, V. (1925): Untersuchungen über das Parietalauge der Reptilien.- Acta Zoologica (Stockholm), Bd. 6, S. 1-5, 22 Abb., 7 Taf.

BROILI, F. & FISCHER, E. (1917) : Trachelosaurus Fischeri nov.gen. nov.sp.- Jahrbuch Königl.Preuß.Geol.Landesanstalt Berlin für 1916, Bd. 37, Teil 1, Heft 3, S. 359-414, 15 Abb., 2 Taf.

BROILI, F. (1925): Beobachtungen an der Gattung Homoeosaurus H.v.Meyer.- Sitzungsber.Bayer.Akad.Wiss., math.-nat.Abt., Jg. 1925, S. 81-121, 1 Abb., 9 Taf.

- (1926): Ein neuer Fund von Pleurosaurus aus dem Malm Frankens.- Abh.Bayer.Akad.Wiss., math.-nat.Abt., Bd. 30, 8 Abb. (München) S. 1-48, 11 Abb., 5 Taf.

- (1932): Der obere Jura von Montsech im Vergleich mit den Ob.-Jura-Vorkommen von Cerin und von Franken.- Géologie Méditerranée Occid., Vol. II, S. 1-11, 2 Taf.

- (1938): Ein neuer Fund von ? Ardeosaurus H. v. Meyer.- Sitzungsber.Bayer.Akad.Wiss., math.-natAbt. (München) Jg. 1938, S. 97-114, 1 Abb., 4 Taf.

BROOM, R. & ROBINSON, J.T. (1948): Some new fossil reptiles from the Karoo beds of South Africa.- Proc.Zool.Soc., London, Bd. 118, T. 2, S. 392-407, 12 Abb.

CAMP, Ch.L. (1923): Classification of the Lizards.- Bull. Americ.Mus., Nat.Hist., Bd. 48, S. 289-482, 112 Abb.

CARROLL, R.L. (1969): Origin of Reptiles.- in: GANS, C. (1969): Biology of the Reptilia.

CLARKE, R. & MIVART, St.-G. (1877): On the Sacral Plexus and Sacral Vertebrae of Lizards.- The Journ. of the Linnean Society. Zoology, Bd. 13, S. 370-373 (London)

CLEMENS, W.A. (1963): Late Jurassic mammalian fossils in the Sedgwick Museum, Cambridge.- Palaeontology, Vol. 6, Part 2, S. 373-377, 2 Abb.

COCUDE-MICHEL, M. (1963): Les Rhynchocéphales et les Sauriens des calcaires lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe Occidentale.- Nouv.Arch.Mus.Hist.Nat.Lyon, Fasc.7, S. 1-187, 41 Abb., 34 Taf.

COLBERT, E.H. & TARKA, Ch. (1960): Illustration of fossil vertebrates.- Medical & Biological Illustration, Vol. 10, No. 4, London, S. 237-246, 9 Abb.

- (1966): A gliding reptile from the Triassic of New Jersey.- Amer.Mus.Novit. (New York), No. 2246, S. 1-23, 10 Abb.

COPE, E.D. (1892): On Tiaporus, a new genus of Teiidae.- Proc. Americ. Phil.Soc. (Philadelphia), Bd. 30, No. 137, S. 132-133, 1 Taf.

- (1892): The osteology of the Lacertilia.- Proc.Americ.Phil.Soc., (Philadelphia), Bd. 30, No. 138, S. 185-221, 6 Taf.

DARLINGTON Jr., Ph.J. (1957): Zoogeography.- John Wiley & Sons (New York) S. 1-675, 80 Abb.

DOLLO, L. (1923): Saniwa orsmaelensis. Varanide nouveau du Landénien supérieur d'Orsmael.- Bull.Soc. belge Geol., Paléont. et d'Hydr. (Bruxelles) Bd. 33, S. 76-82

- (1929): Corpus und Tarsus.- W. Roux' Arch.f.Entwickl.mechanik d.Organism., Abt. D, Z.f.wiss.Biol., Bd. 120, Festschrift f. Hans Spemann, 5.Teil (Berlin) S. 272-298, 3 Taf.

EDMUND, A.G. (1960): Tooth Replacement Phenomena in the Lower Vertebrates.- Royal Ontario Mus. (Toronto) Contrib. 52, S. 1-190, 58 Abb.

- (1965): The system of tooth appearance and replacement in non-mammalian vertebrates.- in: Folio of materials for the Intern. Sympos. on Tooth Morphology (Fredensborg, Denmark) 27.-29. Sept., 1 Seite

- (1969): Dentition.- in: GANS, C.(1969)

EL-TOUBI, M.R. (1938): The osteology of the lizard Scincus scincus (Linn.).- The Egypt.Univ., Bull. Fac. of Sci., No. 14, S. 1-38, 21 Abb.

ENLOW, D.H. (1969): The Bone of Reptiles.- in GANS, C. (1969)

ESTES, R. (1963): Early Miocene Salamanders and Lizards from Florida.- Quart.Journ. of the Florida Acad. of Sci., Vol. 26, No. 3, S. 234-256, 4 Abb.

- (1963): A new Gerrhonotine Lizard from the Pliocene of California.- Copeia, U.S.A. No. 4, S. 676-680, 3 Abb.

- (1964): Fossil Vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming.- Univ. of California Press, Berkeley and Los Angeles, Vol. 49, S. 1-180, 5 Taf., 73 Abb.

ESTES, R. & THIEN, J.A. (1964): Lower Vertebrates from the Valentine Formation of Nebraska.- The Amer.Midland Naturalist, Notre Dame Press, Indiana, Vol. 72, No. 2, S. 453-472, 5 Abb.

ESTES, R. (1965): Notes on some Paleocene lizards.- Copeia No. 1, S. 104-106

ETHERIDGE, R. (1958) : Pleistocene lizards of the Cragin Quarry Fauna of Meade County, Kansas.- Copeia No. 2, S. 94-101, 3 Abb.

- (1960): Additional notes on the lizards of the Cragin Quarry fauna.- Papers of the Michigan Acad.Sci., Arts & Letters, Bd. 45, S. 113-117, 1 Abb.

GANS, C., BELLAIRS, A. d'A. & PARSONS, T.S. (1969): Biology of the Reptilia.- Acad.Press London & New York, Bd. 1, Morphology A, S. 1-373

GAUPP, E. (1911): Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere, I.- Anat.Anzeiger (Jena) Bd. 39, No. 4 u. 5, S. 97-135, 16 Abb.

- (1911): id No. 17 u. 18, S. 433-473, 24 Abb.

GILMORE, Ch. (1909): A new Rhynchocephalian Reptile from the Jurassic of Wyoming, with notes on the fauna of "Quarry 9".- Proc. of U.S. Nat.Mus. (Washington) Bd. 37, No. 1698, S. 35-42, 1 Taf.

- (1922): A new description of Saniwa ensidens LEIDY, an extinct varanid lizard from Wyoming.- Proc. of the U.S. Nat.Mus. (Washington) No. 2418, Vol. 60, Art. 23, S. 1-28, 22 Abb., 3 Taf.

- (1926): On a nearly complete lizard skull from the Oligocene of Nebraska.- The Univ. of Kansas Sci.Bull., Vol. 16, No. 6, S. 229-233, 1 Taf.

- (1928): Fossil Lizards of North America.- Mem. of the Nation. Acad. of Sci. (Washington) Vol. 22, No. 3, S. 1-169, 106 Abb., 27 Taf.

- (1932): A new fossil lizard from the Belly River Formation of Alberta.- Trans.R.S.C., Sect. 4, S. 117-119, 1 Taf.

- (1938): Descriptions of new and little-known fossil lizards from North America.- Proc. of the U.S. Nation.Mus.(Washington), Vol. 86, No. 3042, S. 11-26, 9 Abb.

- (1941): Some little-known fossil lizards from the Oligocene of Wyoming.- Proc. of the U.S. Nation.Mus. (Washington) Vol. 91, No. 3124, S. 71-76, 3 Abb.

- (1942): Osteology of Polyglyphanodon, an Upper Cretaceous lizard from Utah.- Proc. of the U.S. Nation.Mus. (Washington) Vol. 92, No. 3148, S. 229-265, 21 Abb., 3 Taf.

- (1943): Osteology of Upper Cretaceous lizards from Utah, with a description of a new species.- Proc. of the U.S.Nation.Mus. (Washington), Vol. 93, No. 3163, S. 209-214, 5 Abb.

GOODRICH, E.S. (1930); Reprint: 1958): Studies on the structure and development of Vertebrates.- Dover Publ., Inc.(New York) Vol. 1, Chapters 1-8, S. 1-485, 512 Abb.

GREGORY, J.T. (1951): Convergent Evolution: the jaws of Hesperonis and the Mosasaurs.- Evolution Bd. 5, No. 4, S. 345-354, 6 Abb.

- (1952): The jaws of the Cretaceous toothed birds, Ichthyornis and Hesperornis.- The Condor, Vol. 54, No. 2, S. 73-88, 9 Abb.

GÜNTHER, A.C. (1877): Notice of two large extinct lizards, formerly inhabiting the Mascarene Islands.- The Journ. of the Linnean Soc., Zool. (London), Bd. 13, S. 322-327, 6 Abb.

HAAS, G. (1936): Über das Kopfskelett von Chalcides guentheri (seps monodactylus).- Acta Zool. (Stockholm) Bd. 17, S. 55-74, 17 Abb.

HARRIS, V.A. (1963): The anatomy of the rainbow lizard Agama agama (L.).- Hutchinson Tropical Monographs (London) S. 1-104, 39 Abb.

HAUGHTON, S.H. (1924) : Reptilian remains from the Karroo Beds of East Africa.- Quart Journ.Geol. Soc., Vol. 80, Teil 1, S. 1-11, 3 Abb., 2 Taf.

- & BRINK, A.S. (1954): A bibliographical list of Reptilia from the Karroo Beds of Africa.- Palaeontologia Africana (Johannesburg) Vol. 2, S. 1-187

HECHT, M.K. (1956): A new xantusiid lizard from the Eocene of Wyoming.- Amer.Mus.Novitates, No. 1774 (New York) S. 1-8, 2 Abb.

HELMCKE, J.G. (1958): Schmelzstrukturen von Wirbeltierzähnen in stammesgeschichtlicher Sicht.- Verh.Dtsch.Zoolog.Ges. (Frankfurt a.M.) Bd. 29, S. 314-326, 14 (15) Abb.

HELMDACH, F.F, (1966): Stratigraphie und Tektonik der Kohlengrube Guimarota bei Leiria (Mittel-Portugal) und ihrer Umgebung.- Unveröff. Diplomarbeit Freie Universität Berlin, 75 S., 6 Karten

- (1968): Oberjurassische Süß- und Brackwasserostrakoden der Kohlengrube Guimarota bei Leiria (Mittel-Portugal).- Inaug.-Diss. F.U. Berlin, S. 1-91, 27 Abb., 4 Taf.

HENKEL, S. (1966): Methoden zur Prospektion und Gewinnung kleiner Wirbeltierfossilien.- N.Jb. Geol Paläont., Mh. (Stuttgart) 3, S. 178-184, 2 Abb.

HERTER, K. (1960): Das Tierreich, VII/4: Kriechtiere.- Sammlg. Göschen, Bd. 447/447a, Walter de Gruyter & Co. (Berlin) S. 1-200, 142 Abb.

HÖLDER, H. (1964): Jura.- Stratigr.Geol., Bd. 4, Ferdinand Enke Verl. (Stuttgart) S. 1-603, 258 Abb., 43 Tab.

HOFFSTETTER, R. (1955): Rhynchocephalia.- in: Traité de Paléontologie, Tome V, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Masson et Cie (Paris) S. 556-576, 14 Abb.

- (1955): Squamata. Squamates du Trias, Squamates de type moderne.- in: dito S. 578-662, 56 Abb.

- (1959): Un serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara.- Bull.Soc.Géol. France, 7. Sér., Tome 1, S. 897-902, 2 Abb.

- (1962a): Additions à la faune reptilienne de l'éocène supérieur de Mormont-Saint-Loup (Suisse).- Bull.Soc.Geol.France, 7. Sér., Tome 4, S. 109-117, 2 Abb., 1 Taf.

- (1962b): Revue des récents acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates.- in: Problèmes actuels de Paléontologie, Centre Nation. de la Rech.scientif. (Paris) No. 104, S. 243-279

- (1962c): Observations sur les ostéodermes et la classification des Anguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens).- Bull. du Mus.Nation. d'Hist. Nat. (Paris) 2. Sér., Tome 34, No. 2, S. 149-157, 3 Abb.

- (1964): Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie.- Senck.biol. (Frankfurt a.M.) 45: 3/5, S. 281-324, 4 Abb., 8 Taf.

- , CRUSAFONT, M. & AGUIRRE, E. (1965a): Note préliminaire sur la présence de Sauriens (=Lacertiliens) dans le Jurassique supérieur du Montsech (Espagne).- C.R. Somm.Séances Soc.Géol. France, Fasc. 2, S 53, 1 Abb.

HOFFSTETTER, R. (1965b): Les Sauria (Lacertilia du Jurassique supérieur du Montsech (Espagne).- Bull. de la Soc.Géol. de France, 7.Sér., Tome 7, S. 549-557, 2 Abb., 2 Taf.

HOFFSTETTER, R. (1966a): A propos des genres Ardeosaurus et Eichstaettisaurus (Reptilia, Sauria, Gekkonoidea) du Jurassique supérieur de Franconie.- C.R. Somm.Séances Soc.Géol. France, Fasc. 5, S. 190

(1966b): A propos des genres Ardeosaurus et Eichstaettisaurus (Reptilia, Sauria, Gekkonoidea) du Jurassique supérieur de Franconie.- Bull. Soc. Géol. France, 7. Sér., Tome 8, S. 592-595, 1 Abb.

(1967): Coup d'oeil sur les Sauriens (=Lacertiliens) des couches de Purbeck (Jurassique Supérieur d'Angleterre).- Probl.Act. de Paléont. (Evolution des Vertébrés) C. Nation. de la Rech.Scientif. (Paris) No. 163, S. 349-371, 13 Abb.

- & GASC, J.-P. (1967 (1968)): Observations sur le squelette cervical et spécialement sur les hypapophyses des Sauriens Varanoides actuels et fossiles.- Bull.Mus.Nat. d'Hist.Nat., 2 Sér., Tome 39, No. 6, S. 1028-1043, 3 Abb.

- (1968 (1969)): Présence de Varanidae (Reptilia, Sauria) dans le Miocène de Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille.- Bull.Mus.Nat.Hist.Nat., 2 Sér., Tome 40, No. 5, S. 1051-1064, 3 Abb.

- & GASC, J.-P. (1969): Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles.- in: GANS, C. Biology of the Reptilia

HUENE, Fr. Frhr. von (1912): Der zweite Fund des Rhynchocephalen Brachyrhinodon in Elgin.- N.Jb. Min., Geol. u. Paläont., Jg. 1912, Bd. 1, S. 51-57 (Stgt.) 4 Abb., 2 Taf.

- (1920): Osteology von Aetosaurus ferratus O. Fraas.- Acta Zool. (Stockholm) Bd. 1, S. 465-491, 51 Abb.

- (1942): Ein Rhynchocephale aus mandschurischem Jura.- N.Jb. Min., Geol. u. Paläont., Beil.-Bd. 87, Abt. B., S. 244-252, 10 Abb., 2 Taf.

- (1952): Revision der Gattung Pleurosaurus auf Grund neuer und alter Funde.- Palaeontographica, Bd. 101, Abt. A. Liefg. 5/6 (Stuttgart) S. 167-200, 20 Abb., 2 Taf.

- (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden.- VEB Gustav Fischer Verl (Jena) S. 1-716, 690 Abb.

JAEKEL, O. (1904): Über ein neues Reptil aus dem Buntsandstein der Eifel.- Monatsber. Nr. 6, Jg. 1904, Dtsch.Geol.Ges., 19., S. 90-94, 1 Abb.

JANENSCH, W. (1949): Ein neues Reptil aus dem Keuper von Halberstadt.- N.Jb. Min., Geol. u. Paläont., Mh., Jg. 1949, Abt. B., Heft 8, S. 225-242, 14 Abb.

JUHN, M. (1923): Die Entwicklung des Sternums bei Lacerta.- Acta Zool. (Stockholm), Bd. 4, S. 65-110, 28 Abb., 1 Taf.

KORNHUBER, A. (1893): Über einen neuen fossilen Saurier von Komen auf dem Karste.- Verh.d.K.K. Geol. Reichsanst. Nr. 7 (Wien) S. 165-169

- (1901): Opetiosaurus bucchichi, eine neue fossile Eidechse aus der unteren Kreide von Lesina in Dalmatien.- Abh. der K.K. Geol.Reichsanst. (Wien) Bd. 17, Heft 5, S. 1-24, 3 Taf.

KÜHNE, W.G. (1956): The Liassic Therapsid Oligokyphus.- Brit.Mus. Nat.Hist. (London) S. 1-149, 66 Abb., 12 Taf.

- (1961a): Präparation von flachen Wirbeltierfossilien auf künstlicher Matrix.- Paläont.Z., Bd. 35, 3/4 (Stuttgart) S. 251-252, 1 Taf.

- (1961b): A Mammalian Fauna from the Kimmeridgian of Portugal.- Nature, Bd. 92, No. 4799, S. 274-275, 2 Abb.

- (1962): Präparation von Wirbeltierfossilien aus kolloidalem Gestein.- Paläont.Z. (Stuttgart) 36, 3/4, S. 285-286

- (1968): History of discovery, report on the work performed, procedure, technique and generalities.- Contribuçao para a Fauna do Kimmeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal) 1. Teil. Memória 14 (N.S.) dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, S. 1-20, 7 Abb.

KUHN-(SCHNYDER), E. (1952): XVII Askeptosaurus italicus Nopcsa.- Schweizer. Paläont.Abh., Bd. 69, B. Peyer - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen - Serie Zoologie No. 117 (Basel) S. 1-73, 32 Abb., 9 Taf.

KUHN-SCHNYDER, E. (1954): The origin of lizards.- Endeavour, Vol. 13, No. 52, S. 213-219, 11 Abb.

- (1962): Ein weiterer Schädel von Macrocnemus bassanii NOPCSA aus der anisischen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz).- Paläont.Z., Heft SCHMIDT-FESTBAND (Stuttgart) S. 110-133, 2 Abb., 1 Taf.

KUHN, O. (1940): Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales.- Nova Acta Leopoldina, N.F., Bd. 8, Nr. 53 (Halle) S. 461-486, 1 Abb., 10 Taf.

- (1958): Ein neuer Lacertilier aus dem fränkischen Lithographieschiefer.- N.Jb. Geol.Paläont., Mh., 8/9, S. 380-382, 1 Abb.

- (1959): Die Ordnungen der fossilen"Amphibien" und "Reptilien".- N.Jb.Geol.Paläont., Mh., 8, S. 337-347, 3 Abb.

- (1963): "Sauria" (Suppl. 1).- Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 104, Uitgeverij. Dr. W. Junk, ('s-Gravenhage) S. 1-87

- (1966): Die Reptilien.- Verl. Oeben, Krailling b. München S. 1-153, 33 Abb.

- (1968): Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien.- N.Jb.Geol.Paläont., Mh. 9 (Stuttgart) S. 513-521, 1 Abb.

- (1969): Handbuch der Paläoherpetologie, T. 9, Gustav-Fischer Verlag (Stuttgart), S. 1-74, 27 Abb.

KURTEN, B. (1965): Quantitative approach to dental micro-evolution (Abstract).- in: Folio of materials for the International Symp. on Tooth Morphology (Fredensborg, Denmark) 27.-29. Sept., 1 S.

LAPPARENT, A.F. de &
ZBYSZEWSKI, G. (1957): Les Dinosauriens du Portugal.- Serv.Géologiques du Portugal, Mém. No. 2 (N.S.), Lissabon, S. 1-63, 13 Abb., 36 Taf.

LINDER, A. (1964): Statistische Methoden.- Birkhäuser-Verlag, Basel u. Stuttgart, 4. Aufl., S. 1-484, 58 Abb.

McDOWELL, S.B. Jr. & BOGERT, C.M. (1954): The systematic position of Lanthanotus and the affinities of the anguinomorphan lizards.- Bull. Americ.Mus.Nat.Hist., Bd. 105, Art. 1, S. 1-142, 43 Abb., 16 Taf.

MERTENS, R. (1934): Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung.- Zoologica, Bd. 32, 6. Lief., Heft 84 (Stuttgart) S. 1-209, 9 Abb., 6 Taf.

- (1942): Die Familie der Warane (Varanidae).- 2 Teile Abh.senckenberg.naturforsch.Ges., Abh. 462 (Frankfurt a.M.) S. 1-116, 1 Abb., 20 Taf. u. Abh. 465, S. 117-234, 11 Abb., 14 Taf.

MEYER, H. von (1860a): Lacerten aus der Braunkohle des Siebengebirges.- Palaeontographica, Cassel, Bd. 7, S. 74-78, 1 Taf.

- (1860b): Acteosaurus tommasinii aus dem schwarzen Kreide-Schiefer von Comen am Karste.- Palaeontographica, Cassel, Bd. 7, S. 223-231, 1 Taf.

MÜLLER, A.H. (1968): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. III Vertebraten, Teil 2 Reptilien und Vögel.- VEB Gustav Fischer Verlag Jena, S. 1-657, 728 Abb.

NAUCK, E. Th. (1938): Extremitätenskelett der Tetrapoden.- in: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. V, Neudruck 1967 Asher & Co., Amsterdam, S. 71-248, 178 Abb.

NOPCSA, F. Baron (1903): Über die varanusartigen Lacerten Istriens .- Beitr. z. Paläont.u.Geol. Österr.-Ungarns u.d.Orients, Bd.15 (Wien, Leipzig) Nachdruck Verlag Otto Koeltz, Koenigstein-Taunus 1968, S. 31-42, 2 Taf.

- (1908): Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen.- id Bd. 21, S. 1-62, 5 Abb., 1 Taf.

- (1923): Eidolosaurus und Pachyophis . Zwei neue Neocom-Reptilien.- Palaeontographica (Stuttgart) Bd. 65, S. 99-154, 2 Taf.

- (1925) : Askeptosaurus, ein neues Reptil der Trias von Besano.- CentralblMin., etc., Abt. B. Jg. 1925, No. 8, S. 265-267 1 Abb.

- (1926): Die Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung.- Centralblatt Min. etc., Abt. B., Jg. 1926, No. 14, S. 520-523

- (1930): Über prozöle und opisthozöle Wirbel.- Anat.Anz., Bd. 69 (Jena) Nr. 1/3, S. 19-25, 1 Abb.

- (1932): Zur systematischen Stellung von Shinisaurus.- Zool. Anz., Bd. 97 (Leipzig) Heft 7/8, S. 185-187

OSBORN, H.F. (1899): A complete mosasaur skeleton, osseous and cartilaginous.- Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. (New York) Bd. 1, S. 167-188

OSTROM, J.H. (1962): The cranial crests of Hadrosaurian Dinosaurs.- Postilla, Yale Peabody Mus. (New Haven) No. 62, S. 1-29, 11 Abb.

- (1963): Further comments on herbivorous lizards.- Evolution, Bd. 17, No. 3, S. 368-369

OWEN, R. (1851): A Monograph of the fossil Reptilia of the Cretaceous Formations.- Palaeontograph. Soc.(London) Part I, S. 1-118, 39 Taf.

- (1854): On some Fossil Reptilian and Mammalian Remains from the Purbecks.- Quart. Journ. Geol. Soc.(London), Bd. 10, S. 420-433, 12 Abb.

- (1855): Notice of some new reptilian fossils from the Purbeck Beds near Swanage.- id. Bd. 11, S. 123-124, 1 Abb.

- (1861): Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Part V. Lacertilia.- Palaeontograph. Soc.(London), S. 31-39, 1 Taf.

- (1871): Monograph of the Fossil Mammalia of the Mesozoic Formations. id. S. 1-115, 26 Abb., 4 Taf.

PARRINGTON, F.R. (1935): On Prolacerta broomi, gen. et sp. n., and the Origin of Lizards.- Annals & Magazine of Nat. Hist., Ser. 10, Bd. 16, S. 197-205, 3 Abb., 1 Taf.

- (1936): Further notes on tooth-replacement.- Annals & Magazine of Nat. Hist., Ser. 10, Bd. 18, S. 109-116, 3 Abb.

- (1937): A Note on the Supratemporal and Tabular Bones in Reptiles.- id. Bd. 20, S. 69-76, 7 Abb.

- (1958): The Problem of the Classification of Reptiles.- Journ. of the Linn. Soc.(London) Zoology, Bd. 44, No. 295, and Botany, Bd. 56, No. 365, S. 99-115, 7 Abb., 1 Tab.

PETERS, G. (1969): Reptilia. in: Urania Tierreich, Bd. Fische, Lurche, Kriechtiere.- Verl. Harri Deutsch, Frankfurt a. M. & Zürich, S. 355-507

PEYER, B. (1936): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XI. Hescheleria Rübeli nov. gen. nov. spec.- Abh. Schweiz. Palaeont. Ges.(Basel) Bd. 58, S. 1-48, 34 Abb., 5 Taf.

- (1937): XII. Macrocnemus bassanii NOPCSA.- id. Bd. 59, Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen - Ser. Zool. No. 54, S. 1-140, 61 Abb., 9 Taf.

PIVETEAU, J. (1955): Eosuchia.- in: Traité de Paléontol. Bd. V, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux.- Masson et Cie.(Paris), S. 545-555, 13 Abb.

REMANE, A. (1936): Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.- in: Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere, Bd. IV, Neudruck 1967 Asher & Co.(Amsterdam), S. 1-206, 193 Abb.

RIBBING, L. (1938): Die Muskeln und Nerven der Extremitäten.- in: Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere, Bd. V, Neudruck 1967 Asher & Co.(Amsterdam), S. 543-656, 84 Abb.

ROBINSON, P.L. (1962): Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain.- Proc. Geol. Soc.(London) No. 1601, S. 137-146, 2 Abb.

- (1967a): Triassic vertebrates from Lowland and Upland.- Science & Culture, Bd. 33, (Calcutta), S. 169-173

- (1967b): The Evolution of the Lacertilia.- Evol. d. Vertébrés, Centre Nation. Rech. Scientif.(Paris) No. 163, S. 395-407, 3 Abb.

ROBISON, W.G. & TANNER, W.W. (1962): A comparative study of the species of the genus Crotaphytus Holbrook (Iguanidae).- Brigham Young Univ., Sci. Bull., Biol. Ser., Bd. 2, No. 1, S. 1-31, 12 Taf.

ROMER, A.Sh. (1942): The development of tetrapod limb musculature. The thigh of Lacerta.- Journ. Morphology, Bd.71, No. 2, S. 251-298, 19 Abb.

- (1956): Osteology of the Reptiles.- The Univ. of Chicago Press, S. 1-772, 248 Abb.

- (1966): Vertebrate Paleontology.- 3. Aufl., id. Chicago & London, S. 1-468, 443 Abb., 4 Taf.

- (1967): Early reptilian evolution re-viewed.- Evolution, Bd. 21, No. 4, S. 821-833, 3 Abb.

- (1968): Notes and Comments on Vertebrate Paleontology.- Univ. Chicago Press, Chicago & London, S. 1-304

ROSHDESTVENSKIJ, A.K. & TATARINOV, L.P. (1964): Osnovy Paleontologii (Redaktor J.A. Orlov) Zemnovodnye, Presmykajuschtschiesja i Ptizy (Kapitel Lacertilia) Izdatel' stvo Nauka (Moskau), S. 455-484, 36 Abb.

RUGET-PERROT, C. (1961): Etudes stratigraphiques sur le Dogger et le Malm Inférieur du Portugal au Nord du Tage.- Serviços Geológ. de Portugal Mem. 7 (N.S.) Lisboa, S. 1-197, 45 Abb., 11 Taf., 3 Karten

RUSSEL, D.A. (1964): Intracranial mobility in Mosasaurs.- Postilla, Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ.(New Haven) No. 86, S. 1-19, 8 Abb.

- (1967): Systematics and Morphology of American Mosasaurs.- id. Bull. 23, S. 1-241, 99 Abb., 2 Taf.

SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the Tarsus in Amphibians and Reptiles.- Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Bd. 78, Art. VI (New York), S.395-472, 21 Abb.

SEITZ, A.L.L. (1907): Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien.- Nova Acta, Bd. 87, Nr. 2 (Halle), S. 229-370, 14 Taf.

SHIKAMA, T. (1947): Teilhardosaurus and Endotherium, New Jurassic Reptilia and Mammalia from the Husin Coal-Field, South Manchuria.- Proc.Japan Acad., Bd. 23, Nr. 7, S. 76-84, 5 Abb.

SIEBENROCK, F. (1894): Das Skelet der Lacerta simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt.- Sitzungsber. Math.-Nat. Classe Kaiserl. Akad. Wiss. (Wien) Bd. 103, Abt. 1, Jg. 1894, Heft 1-10, S. 205-292, 4 Taf.

- (1895): Das Skelet der Agamidae.- Sitzungsber. id. Bd. 104, Abt. 1, Jg. 1895, Heft 1-10, S. 1089-1196, 6 Taf.

SIMPSON, G.G. (1926): The fauna of Quarry Nine. American terrestrial Rhynchocephalia.- Amer. Journ. Sci., Bd. 12, No. 67, S. 1-16, 4 Abb.

- (1928): A Catalogue of the Mesozoic Mammalia.- Brit. Mus. (N.H.) London, S. 1-215, 55 Abb., 12 Taf.

SINITSEN, D.T. (1928): The types of the skull in the family Teiidae.- Zool. Anz., Bd. 76, (Leipzig), S. 232-236, 7 Abb.

SMITH, H.M. (1946): Handbook of Lizards.- Comstock Publ. Assoc. (Ithaca, N.Y.), 3. Aufl. 1965, S. 1-557, 136 Abb., 135 Taf., 41 Karten

SWINTON, W. E. (1939): A new Triassic Rhynchocephalian from Gloucestershire.- Annals & Magazine Nat. Hist., Ser. 11, Bd. 4, S. 591-594

TARLO, B. (1962): Ancient animals of the upland.- The New Scientist, Bd. 15, No. 294 (London), S. 32-34, 3 Abb.

TATARINOV, L.P. (1964): Lepidosauria.- in: Osnovy Paleontologii (ed. J.A. Orlov), 5 (Amphibia, Reptilia, Aves) Moskau, S. 439-492,

VAUGHN, P.P. (1955): The permian reptile Araeoscelis restudied.- Bull. Mus. Comp. Zool., Bd. 113, S. 303-468, 14 Abb., 2 Taf.

VERSLUYS, J. (1936): Kranium und Visceralskelett der Sauropsiden. 1. Reptilien.- in: Handbuch d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere, Bd. IV, Neudruck 1967 Asher & Co. (Amsterdam) S. 699-808, 99 Abb.

WATSON, D.M.S. (1954): On Bolosaurus and the origin and classification of reptiles.- Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College, Bd. 111, No. 9, S. 299-449, 37 Abb., 1 Taf.

WEBER, E. (1967): Mathematische Grundlagen der Genetik.- in: Genetik, Beitrag 5, VEB Gustav Fischer Verlag (Jena), S. 1-464

WELLBORN, V. (1933): Vergleichende osteologische Untersuchungen an Geckoniden, Eublephariden und Uroplatiden.- Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, Jg. 1933, I., S. 126-199, 56 Abb.

WERNER, F. (1913): Die Lurche und Kriechtiere, II: Kriechtiere.- Brehms Tierleben, 5. Bd., Bibliograph. Inst. (leipzig-Wien), S. 1-598, 113 Abb., 37 Taf.

WEGENER, A. (1929): Die Entstehung der Kontinente und Ozeane.- 4. Aufl., Nachdruck Vieweg & Sohn, Braunschweig (1962), S. 1-231, 63 Abb.

WETTSTEIN, O. von (1931/1932/1937): Rhynchocephalia.- in: Handbuch der Zoologie, Bd. VII, Hälfte 1, 1.-3. Lieferung, Bogen 1-20, S. 1-235, 172 Abb.

WIEDERSHEIM, R. (1880): Kleinere Mitteilungen. 1. Über Reptilien-Gebisse vom Säugetiertypus.- Zoolog. Anz., Bd. 3, (Leipzig) S. 493, 1 Abb.

WILLISTON, S.W. (1898): Mosasaurs.- Univ. Geol. Surv. Kansas (Lawrence) Bd. 4, S.83-221

WILLISTON, S.W. (1915): New Genera of Permian Reptiles.- The American Journ. of Science, Bd. 39, Art. 40, S. 575-579, 2 Abb.

YOUNG, C.-C. (1958): On a new Locality of Yabeinosaurus tenuis ENDO and SHIKAMA.- Vertebr. Palasiatica, Bd. 2, No. 2-3, S. 151-156, 2 Abb., 1 Taf.

- (1959): On a new Lacertilia from Chingning, Chekiang, China.- Science Record, N.S., Bd. III, No. 10, S. 520-523, 1 Abb., 1 Taf.

- (1961): On two new fossil lizards of China.- Vertebr. Palasiatica, Bd. 6, No. 2, S. 115-120, 1 Taf.

ZANGERL, R. (1944): Contributions to the Osteology of the skull of the Amphisbaenidae.- The Amer. Midland Naturalist, Bd. 31, No. 2, S. 417-454, 18 Abb.

ZEUNER, F.E. (1939): Fossil Orthoptera Ensifera.- Brit. Mus. Nat. Hist. (London), S. 1-311

ZITTEL, K.A. von (1923): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), II. Abt.: Vertebraten, Reptilia, Neubearbeitung von Broili und Schlosser, Druck und Verlag R. Oldenbourg, München-Berlin, S. 246-266, 22 Abb.

Lebenslauf

4. 6. 1941	Jürgen Seiffert, geboren als Sohn des Einzelhandelskaufmanns Josef Seiffert und dessen Ehefrau Edith, geb. Hausmann in Berlin
1947 - 1951	Grundschulzeit auf der Herz-Jesu-Schule in Berlin-Charlottenburg
1951 - 1960	Besuch des Canisius-Kollegs, Gymnasium, altsprachlicher Zug in Berlin-Tiergarten
17. 2. 1960	Erwerb des Reifezeugnisses an der genannten Oberschule
14. 6. 1960	Immatrikulation an der Freien Universität Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Fachrichtung Geologie
14. 2. 1962	Inskription für die Fachrichtung Medizin
21. 2. 1963	Vorprüfung zur Diplomprüfung in Geologie
12. 7. 1967	Studienabschluß in Geologie mit dem Diplom
	Anschließend Tätigkeit bei der Gerichtsmedizin und Medizin-Studium, sowie Beschäftigung mit der Gewinnung und Untersuchung von mesozoischen Kleintetrapoden nach dem Forschungsprogramm des Lehrstuhls für Paläontologie der F. U. Berlin

Meine Lehrer an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der F. U. Berlin waren die Herren Professoren und Dozenten in

Mathematik:	UEBERREITER
Physik:	LASSEN
Anorg. Chemie:	JAHR; SCHENK, P. W.
Org. Chemie:	GNICHTEL; MANECKE
Mineralogie:	KOHLER; MEHNERT
Geologie:	BISCHOFF; LIEDHOLZ; LIST; REUTTER; RICHTER, M.; SCHNEIDER, H.-J.
Paläontologie:	HAHN; KREBS; KÜHNE; MÜLLER, K. J.
Botanik:	ECKARDT; Frau Prof. Dr. THIELKE
Zoologie:	GÜNTHER; ULRICH, W.
Genetik:	BELITZ; LUERS
Anthropologie:	HEBERER
Geographie:	JENSCH; PARTZSCH

Druck: Dissertationsdruckstelle, 1 Berlin 33